SÉRIE : C
N° d'ORDRE : 122
N° de SÉRIE : 42

THESE

PRÉSENTÉE

DEVANT L'UNIVERSITE DE RENNES

U. E. R. DES SCIENCES BIOLOGIQUES

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

PAR

Roger BARBIER

Recherches sur la morphogenèse tégumentaire d'un insecte holométabole : *Galleria mellonella* L. (Lépidoptère Pyralidae).

Soutenue le 5 Mai 1971 devant la Commission d'examen

MM. P. RAZET *Président*

J. BERGERARD
R. FOLLIOT } *Examinateurs*
P. ALLEGRET

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552709_0033

SÉRIE : C

N° d'ORDRE : 122

N° de SÉRIE : 42

THESE

PRÉSENTÉE

DEVANT L'UNIVERSITÉ DE RENNES

U. E. R. DES SCIENCES BIOLOGIQUES

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

PAR

Roger BARBIER

Recherches sur la morphogenèse tégumentaire d'un insecte holométabole : *Galleria mellonella* L. (Lépidoptère Pyralidae).

Soutenue le 5 Mai 1971 devant la Commission d'examen

MM. P. RAZET		*Président*
	J. BERGERARD	*Examinateurs*
	R. FOLLIOT	
	P. ALLEGRET	

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

UNIVERSITE DE RENNES

U.E.R. issues de la FACULTE DES SCIENCES

Doyens Honoraires

M. MILON Y.
M. TREHIN R.
M. SCHMITT M.
M. LE MOAL H.
M. MARTIN Y.

Professeurs Honoraires

M. ANTOINE L.
M. FREYMANN R.
M. HAGENE P.
M. POISSON R.
M. ROHMER R.
M. TREHIN R.
M. SALMON-LEGAGNEUR F.
M. des ABBAYES H.
M. MILON Y.

Maîtres de Conférences Honoraires

M. GRILLET L.
M. LECRECQ A.

Mathématiques

Professeurs

Melle CHARPENTIER M.
M. GUERINDON J.
M. METIVIER M.
M. GIORGIUTTI I.
M. BRUNEL A.
M. TOUGERON J.C.

Maîtres de Conférences & Chargés de Cours

M. LEGOUPIL J.
M. HOUDEBINE J.
M. EUVRARD D.
M. LIEUTAUD M.
M. NEDELEC J.C.
M. VERJUS J.P.
M. TRILLING L.

Physique

M. VACHER M.
M. VIGNERON L.
M. LE BOT J.
Mme ROBIN née SALOMOND
M. ROBIN S.
M. LE MONTAGNER S.
M. MEVEL J.Y.
M. MEINNEL J.
M. REGENSTREIF E.
M. BRUN P.
M. LE ROUX E.
M. DUBOST
M. GUIDINI
M. HAEUSLER C.
M. ARQUES P.Y.
M. DECAMPS E.
M. NUSIMOVICI M.A.

Chimie

M. VENE J.
M. LEVAS E.
M. PELTIER D.
M. PRIGENT J.
M. JOUAN P.
M. FOUCAUD A.
M. LANG J.
M. CARRIER R.
M. GUERILLOT C.
M. KERFANTO M.
M. DABARD R.
M. GRANDJEAN D.
M. LUCAS J.
M. DUVAL J.
M. TALLEC A.

Zoologie

M. RICHARD G.
M. MAILLET P.
M. BOISTEL J.
M. RAZET P.
M. FOLLIOT R.
M. ALLEGRET P.
M. MANIEY J.
M. JOLY J.
M. POSTEL (Professeur associé)
M. LEFEUVRE J.C.

Botanique

M. VILLERET S.
M. CLAUSTRES G.
Melle GOAS M.
M. MAGNE F.
Melle GOAS G.
Mme LEMOINE C.

Géologie

M. COGNE J.
Melle DURAND S.
M. PHILIPPOT A.
M. BOILLOT G.
M. HAMEURT J.

Le Conseiller Administratif des Services Universitaires

M. R. BOURDIGUEL

AVANT-PROPOS

Avant d'aborder l'exposé de ce travail, il m'est agréable de remercier tous ceux qui m'ont dirigé et m'ont aidé pendant ces premières années de recherche.

En décembre 1962, Monsieur le Professeur ALLEGRET me proposa d'étudier le Tégument des Insectes. Tout au long de mon travail, ses conseils, ses encouragements, ses critiques me furent toujours très précieux et son aide très utile. Je suis heureux de lui exprimer, ici, mes vifs et très sincères remerciements.

Monsieur le Professeur RAZET, Directeur de l'U.E.R. des Sciences Biologiques, a bien voulu présider le jury chargé d'examiner cette thèse, je tiens à lui exprimer ma profonde gratitude.

Je suis très reconnaissant à Monsieur le Professeur FOLLIOT d'avoir accepté de participer à ce jury. Je tiens d'autre part, à le remercier très vivement ainsi que Monsieur le Professeur MAILLET pour m'avoir facilité l'utilisation du microscope électronique R.C.A. Je remercie également tout le personnel de leur équipe de recherche pour l'accueil aimable qu'il m'a toujours réservé.

Monsieur le Professeur BERGERARD, devant qui j'ai déjà présenté ma thèse de 3ème cycle, a bien voulu juger mon nouveau travail et participer à la commission d'examen. Je lui adresse mes très sincères remerciements.

Je prie Monsieur le Professeur POISSON, Membre correspondant de l'Institut, qui a présenté mes notes préliminaires, d'accepter l'expression de ma très respectueuse reconnaissance.

A Monsieur le Professeur LE MONTAGNER qui m'a permis d'utiliser le microscope électronique GEM, j'exprime mes vifs remerciements ainsi qu'au personnel responsable de l'appareil.

Je ne saurais oublier de remercier Monsieur le Professeur RICHARD qui m'orienta vers la morphologie des Insectes en dirigeant mes premiers travaux qui furent l'objet d'un Diplôme d'Etudes Supérieures sur le Trichoptère *Limnophilus rhombicus L.* puis d'une thèse de 3ème cycle sur la Blatte *Blatta orientalis L.*

Que mes collègues du Laboratoire de Biologie Animale (1er cycle) et ceux de la Station de Biologie marine de Bailleron, qui m'ont souvent fourni du matériel, veuillent bien trouver, ici, l'expression de mon amicale gratitude, ainsi que tous ceux qui m'ont apporté leur soutien au cours de ce travail.

Enfin, je remercie tout particulièrement Mesdames ALLO et CHAUVIN ainsi que Monsieur DEDELOT qui m'ont aidé respectivement pour les techniques de microscopie électronique, pour les élevages et pour la photographie nécessaires à la réalisation de ce mémoire.

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION GENERALE 5

I - L'épiderme et les cellules épidermiques 6

II - La cuticule 7

III - Relations cellule-cuticule 14

IV - Cycle cellulaire, cycle cuticulaire et terminologie 17

V - Buts et limites du travail 18

VI - Matériel vivant : conditions d'élevage et caractéristiques biologiques de *Galleria* 22

TECHNIQUES 24

Première Partie - **EVOLUTION DU TEGUMENT AU COURS DU DEVELOPPEMENT** 27

Chapitre I - Constituants fondamentaux de la cuticule larvaire. Etude de leur structure et de leur mise en place par la cellule épidermique 27

Le tégument larvaire typique 27

A) Aspects histologiques 28

B) Données histochimiques 30

C) Ultrastructures du tégument larvaire 35

1° Ultrastructure et mise en place de l'épicuticule 35
2° Ultrastructure de la mésocuticule 40
3° Ultrastructure et mise en place de l'endocuticule 41
4° Ultrastructure et mode de formation du sclérite cellulaire 44

Conclusion 49

L'enveloppe cuticulaire de l'embryon et le tégument du 1er stade larvaire 52

A) L'enveloppe embryonnaire 52

B) Le tégument du 1er stade larvaire 53

Conclusion 54

Pages

Chapitre II - Métamorphose : Formation des téguments nymphal puis imaginal 54

Le tégument nymphal 54

A) Période pré-exuviale 56

1° L'épiderme 56
2° Epicuticule et exocuticule 58

B) Période post-exuviale 58

1° Tannage de l'exocuticule 58
2° Dépôt de la mésocuticule 60
3° Dépôt de l'endocuticule 60

Conclusion 61

Le tégument imaginal 62

A) Structure, ultrastructure et mise en place des écailles et de la cuticule segmentaire des tergites 63

B) Structure et mise en place de la cuticule intersegmentaire 66

1° La membrane intersegmentaire des sternites 66
2° La membrane intersegmentaire des tergites 66

Discussion - Conclusion 67

Chapitre III - Structure et période d'activité des canalicules ("pore-canals") larvaires et nymphaux, au cours du cycle cuticulaire 69

A) Les canalicules du tégument nymphal 69

B) Les canalicules du tégument larvaire 72

Conclusion 73

Chapitre IV - Les mues 75

A) La mue larvaire 75

1° Le liquide exuvial 75
2° Origine de la membrane exuviale 76
3° Origine et nature du matériel de stabilisation 77

B) La mue nymphale 78

C) La mue imaginale 78

Chapitre V - Les glandes de Verson et leur rapport avec la cuticule 80

A) Localisation et cycle d'activité 80

B) Structure histologique, données histochimiques et ultrastructures 81

Pages

CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE 89

Deuxième Partie ETUDE EXPERIMENTALE DU DEPOT CUTICULAIRE 95

Introduction 95

Mesure et numération 96

Les différents régimes alimentaires 98

Chapitre I - Variations quantitatives des matériaux déposés et modifications de la surface cuticulaire dans les conditions optimales de nutrition 100

A) Tégument situé entre les sclérites larvaires 100

1° Epaississement de la cuticule pendant chaque cycle larvaire 100
2° Accroissement de la surface cellulaire et déplissement de l'épicuticule 101

B) Eléments cuticulaires des sclérites 105

Résultats fondamentaux 105

Chapitre II - Variations expérimentales de la secrétion cuticulaire par divers jeûnes protidiques 107

A) Action du jeûne protidique dès le début de l'avant-dernier stade 107

B) Action d'un jeûne protidique tolérant la métamorphose 112

1° Premier cas 112
2° Second cas 112

Principaux résultats 113

CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE 113

Troisième Partie - ETUDE EXPERIMENTALE DE LA MORPHOGENESE CUTICULAIRE . 117

Introduction 117

Techniques 119

Chapitre I - Conséquences de l'action opératoire et importance de l'emplacement exact de la greffe à l'intérieur du segment 122

A) Propriétés des cellules segmentaires et intersegmentaires 122

1° Autogreffes simples sans rotation du greffon 122
2° Homogreffes homologues sans rotation du greffon 125

Pages

B) Rôle du territoire à l'intérieur d'un segment 127

1° Tégument intersegmentaire greffé en territoire segmentaire 127
2° Tégument segmentaire greffé en territoire intersegmentaire 127
3° Greffon sternal implanté sur le tergite avec une orientation normale 128

Chapitre II - Phénomènes d'interactions cellulaires 130

A) Autogreffes avec une rotation de 90° du greffon 130

B) Autogreffes avec une rotation de 180° du greffon 135

C) Homogreffes homologues avec une rotation de 90° du greffon 138

D) Homogreffon sternal inversé (180°) et placé sur le tergite 138

Discussion 138

Chapitre III - Prédétermination des cellules épidermiques et compatibilité cellulaire entre les divers segments 140

A) Permutation de deux autogreffes 140

B) Homogreffes hétérologues 140

1° Greffons issus de segments différents et implantés sur le même segment 142

a - Greffons issus des segments antérieurs au segment receveur 142

b - Greffons issus des segments postérieurs au segment receveur 143

2° Greffons issus du 5e segment et implantés sur les segments abdominaux extrêmes (1er et 8e) 144

CONCLUSION DE LA TROISIEME PARTIE 146

CONCLUSION GENERALE 151

BIBLIOGRAPHIE 155

PLANCHES (hors texte) 163

INTRODUCTION GENERALE

Le très grand nombre des travaux consacrés au tégument témoignerait, à lui seul, de l'intérêt que présente cette formation chez les Arthropodes et en particulier chez les Insectes.

Les premières recherches dues à des auteurs français datent de plus d'un siècle : dès 1823, ODIER étudiant la nature chimique des "Parties cornées" des Insectes, introduit le terme de chitine. En 1828, STRAUS-DURCKHEIM établit un parallélisme dans la composition des carapaces de l'écrevisse et du hanneton. Il reconnaît deux régions correspondant aux couches actuellement classiques, de l'exo et de l'endocuticule. En 1845, SCHMIDT reconnaît la nature unistratifiée de l'épithélium tégumentaire de l'écrevisse. Enfin, HAECKEL, en 1857, crée le terme d'hypoderme pour désigner la couche cellulaire qui se trouve à la base du tégument de l'écrevisse et distingue , ainsi, cette formation ectodermique de l'épiderme des Vertébrés. Ce terme reste encore employé. (1)

En un siècle, entre ces premiers travaux et ces premières dénominations, et l'ouvrage classique de RICHARDS (1951), un très grand nombre d'auteurs ont étudié le tégument des Arthropodes sous tous ses aspects, la bibliographie de RICHARDS comportant environ 2 000 références.

Il nous paraît impossible même en nous limitant aux insectes, de donner une analyse bibliographique historique des travaux qui sont, les uns chimiques, d'autres plus fondamentalement zoologiques et descriptifs, d'autres enfin physiologiques. Les progrès réalisés dans chacun de ces domaines ont été très progressifs et souvent suscités par des résultats acquis pour des Arthropodes très divers. Il a été déjà difficile à RICHARDS de séparer les travaux chimiques des travaux morpholo-

(1) Il nous paraît préférable d'accepter l'usage international actuel qui revient au terme d'épiderme.

giques ou physiologiques car l'intrication de ces problèmes est tres grande. Cette séparation paraît actuellement encore plus artificielle.

Nous essayerons donc, en rappelant seulement les travaux fondamentaux, de poser les problèmes essentiels concernant le tégument des Insectes en les regroupant quelque peu artificiellement autour de trois centres d'intérêt ; l'épiderme proprement dit et les cellules qui le constituent, la cuticule et les rapports cellule épidermique-cuticule. Nous préciserons enfin quelques termes.

I - L'EPIDERME ET LES CELLULES EPIDERMIQUES

En ce qui concerne les cellules, trois sujets essentiels ont donné lieu à des controverses : la nature épithéliale ou syncytiale de l'épiderme, les mécanismes de multiplication et de renouvellement cellulaire, la variabilité de l'épithélium.

- Les limites cellulaires sont si peu visibles chez les insectes, et la morphologie des cellules si diverse d'un groupe à l'autre, qu'une structure syncytiale a été souvent décrite même dans des travaux relativement récents. Alors que WIGGLESWORTH (1933) chez *Rhodnius prolixus* Stäl, et DENNEL (1946) chez *Sarcophaga falculata,* affirment que les cellules sont individualisées mais variables en fonction d'un cycle, KUHN et PIEPHO (1938) croient observer une structure syncytiale chez *Ephestia Kühniella.* Les études électroniques modernes confirment de plus en plus l'existence de limites cellulaires et la structure épithéliale véritable de l'ensemble. Cette structure fondamentalement unistratifiée se rétablit lorsque des blessures ont provoqué des migrations cellulaires ainsi que l'a montré WIGGLESWORTH sur *Rhodnius* (1937).

- Le renouvellement cellulaire existe chez la grande majorité de larves d'insectes et chez les Apterygotes adultes. Les cellules se multiplient par mitoses et des figures de dégénérescence témoignent de l'élimination de certaines d'entre elles. Ainsi que l'ont supposé HUFNAGEL (1918) chez *Hyponomenta padella,* POISSON (1924) chez les Hémiptères aquatiques et surtout WIGGLESWORTH (1942) chez *Rhodnius,* qui nomme "chromatin droplets" les résidus nucléaires de ces cellules.

En opposition avec ce mode normal, les larves de diptères cycloraphes ont des cellules permanentes ainsi que l'ont montré BERGER (1938), WOLFE (1954). A côté de ces cellules larvaires permanentes, existent les éléments juvéniles correspondant aux disques imaginaux qui, bien que formés dès l'éclosion, chez *Calliphora,* n'interviennent qu'à la métamorphose (WOLFE, 1954). Le phénomène de polyploïdie somatique n'est probablement pas limité aux diptères et a été signalé chez les hyménoptères (TIEGS, 1922 et SLAMA, 1961).

- Dans tous les cas, la variabilité de l'aspect de l'épiderme est accru par la présence de nombreux types cellulaires. A côté de cellules strictement tégumentaires, il existe, pour tous les groupes d'insectes, des cellules très spécialisées endomitotiques et augmentant de taille à chaque mue. Ce sont, en particulier les cellules glandulaires observées par LEYDIG dès 1859, puis par VERSON en 1902 chez *Bombyx mori.* Les cellules de la base des sensilles ; cellule trichogène de GRABER (1877), cellule tormogène de LEES et WADDINGTON (1942).

Enfin, l'aspect des cellules tégumentaires les plus banales peut se modifier au cours de chaque cycle secrétoire et il faut souligner comme le fit WIGGLESWORTH (1959) qu'elles sont capables de produire les cuticules diverses correspondant aux stades successifs.

II - LA CUTICULE

Le revêtement externe des cellules épidermiques n'est ni homogène, ni uniforme dans les divers groupes, ni constant dans le temps, ni simple chimiquement. Des travaux tres nombreux concernent l'un ou l'autre des aspects du complexe que nous nommons actuellement cuticule. Les problèmes étudiés peuvent se regrouper selon trois angles : la détermination précise des couches élémentaires de la cuticule, la détermination des éléments chimiques et enfin la correspondance des éléments chimiques et des couches précédemment décrites. Ce dernier point amenant à l'interprétation des couches et devant tenir compte de leur mode de formation.

A) Nomenclature élémentaire des couches cuticulaires

La présence de diverses couches dans la cuticule a été notée dès les premiers travaux : ODIER (1823) distingue une couche superficielle du reste du tégument, caractérisée par l'absence de chitine, c'est l'épicuticule actuelle. STRAUS-DURCKHEIM (1828), chez *Melolontha*, distingue sous les noms d'épiderme et de derme l'équivalent de l'exocuticule et de l'endocuticule actuelles. TOWER (1906) montre chez les coléoptères, que ces deux couches sont déposées, respectivement, avant et après la mue. Il les nomme, pour cette raison, cuticule primaire et cuticule secondaire (1) CAMPBELL (1929) introduit les trois termes d'épicuticule, d'exocuticule et d'endocuticule par un travail réalisée sur *Periplaneta americana*. L'épicuticule dépourvue de chitine se distingue des deux autres couches qui seront l'une (exocuticule), "chitinisée" et dure, l'autre (endocuticule) également chitinisée mais molle. WIGGLESWORTH, en 1933, propose de réunir ces deux zones sous le nom de procuticule, le durcissement de la couche supérieure étant facultatif.

Enfin, SCHATZ (1952), par une étude sur les Blattes, les Mantes et un criquet, montre l'existence d'une couche intermédiaire (ou couche moyenne de la procuticule) qu'il nomme mésocuticule. LOWER (1956) et NOBLE-NESBITT (1961) reprennent cette formule pour les Apterygotes et DELACHAMBRE (1967) pour la nymphe de *Tenebrio molitor*.

La figure 1 (p. 9) résume ces diverses nomenclatures.

Chacune des couches de la procuticule présente une hétérogénéité fondamentale qu'avaient déjà laissé pressentir diverses observations en microscopie optique telles celles de JANET (1907) qui observe chez les fourmis, des strates claires et sombres alternant (2).

(1) DRACH (1939) appelle exocuticule, la couche cuticulaire mise en place avant la mue chez les crustacés décapodes (cuticule pré-exuviale) et endocuticule, celle qui est mise en place après la mue (cuticule post-exuviale).

(2) SCHULZE (1932) observe également ces bandes claires et sombres dans l'endocuticule des Acariens.

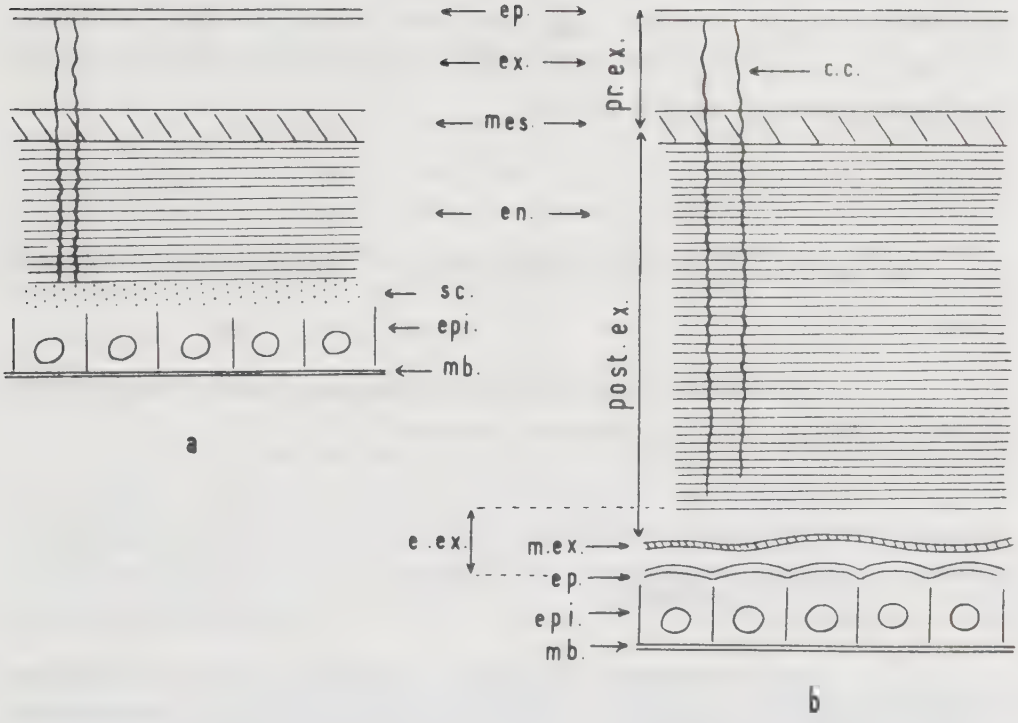


Figure 1 - Nomenclature des couches cuticulaires du tégument de l'Insecte.

A, pendant la formation de la cuticule et
B, dans la période précédant la mue ;

cc. canalicule cuticulaire, **e. ex.** espace exuvial, **en.** endocuticule, **ep.** épicuticule, **epi.** épiderme, **ex.** exocuticule, **mb.** membrane basale de l'épiderme, **mes.** mésocuticule, **m. ex.** membrane exuviale, **sc.** sous-cuticule.

Les premières observations faites au microscope électronique, par RICHARDS et ANDERSON (1942) sur *Periplaneta americana* indiquent qu'un matériel dense alterne avec un matériel plus transparent. Cet aspect d'une alternance de strates apparaît être un fait général ou presque, retrouvé et interprété par différents auteurs : LOCKE (1961, 1964, 1967), NEVILLE (1965 a, b, 1967 a, b, 1969 a, b, c), BOULIGAND (1965, 1967). Nous aurons l'occasion de discuter ces travaux récents au cours de ce travail.

B) Constituants chimiques fondamentaux et répartition dans les couches

L'épicuticule et le complexe des couches profondes se différencient par la nature chimique de leurs composants essentiels :

1° L'épicuticule

Elle est dépourvue de chitine et comporte un nombre variable de couches lipidiques et protéiques ainsi que l'ont montré RICHARDS et ANDERSON (1942 a) chez *Periplaneta americana*. Les mêmes auteurs n'observent, par contre, qu'une seule couche supplémentaire et superficielle, le cément, chez les Mallophages. WIGGLESWORTH (1948) décrit, chez *Tenebrio molitor* une succession de quatre couches épicuticulaires ; soit, en allant vers l'extérieur :

- une couche de cuticuline (complexe lipoprotéique)
- une couche de polyphenols
- une couche de cires
- une couche de cément de nature chimique imprécise [1].

(1) La couche de cément correspond probablement à la secrétion grise décrite par BROCHER (1914) chez le dytique, à la "couche accessoire" de KUHNELT (1928) et correspond à la tectocuticule de RICHARDS (1951).

Les étudesultrastructurales récentes,que nous aurons l'occasion de discuter, confirment la complexité de l'épicuticule mais ne permettent pas d'attribuer une nature chimique précise à chacune des couches décrites par WIGGLESWORTH.

2° Exocuticule et endocuticule ou procuticule

L'importance de la chitine dans ce complexe avait déjà été reconnue par ODIER qui estimait que ce produit représentait 30 °/o en poids de l'ensemble. Le pourcentage de la chitine s'est avéré variable pour les différents groupes d'insectes et aussi dans les deux régions correspondant à l'endocuticule et à l'exocuticule. CAMPBELL (1929) observe 60 °/o de chitine dans l'endocuticule et 22 °/o dans l'exocuticule. LAFON (1943) chez *Calliphora,* FRAENKEL et RUDALL (1940, 1947) pour *Sarcophaga,* trouvent des variations du même ordre.

Le reste des couches profondes apparaît essentiellement constitué de matériaux protéiques (1) dont l'importance apparaît fondamentale ainsi que l'a souligné RICHARDS en 1947. L'intérêt des complexes chimiques chitine-protéine devient d'autant plus grand que les études ultrastructurales et moléculaires modernes deviennent plus précises.

En plus de ces protéines liées à la chitine, il existe des protéines hydrosolubles pour lesquelles FRAENKEL et RUDALL (1947) ont proposé le terme d'Arthropodine.

La teneur et l'état des matériaux protéiques déterminent les propriétés mécaniques du tégument. FERRIS et CHAMBERLIN (1928), entre autres, constatent que le taux des protéines est plus élevé dans les zones cuticulaires dures ; l'expression ''cuticule chitinisée'' souvent employée, à l'époque, était donc impropre et devait être remplacée par celle de cuticule sclérifiée. EVANS (1932) montre que le durcissement de la cuticule correspond à un apport de protéines au niveau de

(1) LASSAIGNE, dès 1843, avait reconnu l'existence d'une protéine hydrosoluble qu'il nommait coccine.

l'exocuticule. Ces études seront à l'origine des nombreux travaux se rapportant à la transformation appelée "tannage" des matériaux cuticulaires. Cette transformation est analogue à celle décrite par PRYOR (1940 a, b) qui nomme sclérotine les protéines de l'oothèque de *Blatta orientalis,* secondairement durcie par l'action de polyphénoloxydases. Notons aussi les travaux de DENNEL (1947) sur le puparium des Diptères, ceux de KENNAUGH (1958) pour le tégument de *Periplaneta americana,* ceux de LAI-FOOK (1966), de STEVENSON et ADAMAKO (1967) et la généralisation de BRUNET (1967) qui tous, montrent l'importance de l'action des polyphenoloxydases sur la tyrosine dans le durcissement des cuticules.

3° Les pigments

Les couches cuticulaires (à l'exclusion de l'épicuticule) peuvent, comme les cellules épidermiques, être chargées de pigments divers : mélanines (MASON 1948 a), caroténoïdes ou lipochromes (LEDERER, 1935), ptérines (BECKER, 1937), purines (PESCHEN, 1939).

La présence de l'une ou l'autre de ces substances dans la cuticule, apparaît spécifiquement déterminée et les variations interspécifiques sont très grandes, mais il semble bien que les pigments apparaissent toujours après le dépôt des couches qui les contiennent. La mélanisation est liée au métabolisme de la tyrosine comme le durcissement de la cuticule. Divers travaux récents ont montré que les mécanismes conduisant à la mélanisation diffèrent de ceux qui produisent la sclérification des structures cuticulaires : FUZEAU-BRAESCH (1959, a, b) sur *Gryllus bimaculatus,* FRAENKEL et HSIAO (1962, 1963, 1965) ainsi que COTTREL (1962, a, b, c, d, e, 1964) sur les Diptères.

C) Modifications des structures cuticulaires au cours du développement

La présence d'une métamorphose plus ou moins poussée chez la majorité des groupes d'insectes a suscité un grand intérêt pour les problèmes des modifications cuticulaires. Une même cellule épidermique, ou les cellules de deux générations successives, sont capables de produire des cuticules nettement différentes.

La découverte des mécanismes hormonaux a fait prédominer un aspect particulier de ces problèmes, celui de l'action des substances hormonales sur la cellule épidermique. Par contre, la façon dont se réalisent les modifications des structures cuticulaires a été peu étudiée.

Parmi les nombreux travaux du premier groupe, le tégument étant l'un des objets essentiels des recherches d'endocrinologie, citons seulement :

- les expériences initiales de parabioses de WIGGLESWORTH (1934, 1936) sur *Rhodnius prolixus* et celles de BODENSTEIN (1953) sur *Periplaneta americana* ainsi que les ablations ou implantations de *corpora allata* par BOUHNIOL (1936, 1937) sur *Bombyx mori*, par JOLY (1960) chez *Locusta migratoria.*

- les greffes tégumentaires par PIEPHO (1938) sur *Galleria mellonella*, celles de NAYAR (1954) sur *Galleria mellonella,* sur *Pieris brassicae* et *Ephestia Kühniella,* ainsi que les transplantations de disques alaires par WILLIAMS (1961) sur *Samia cynthia.*

- les injections d'antimitotiques par SLAMA (1961, 1962) pour *Pyrrhocoris apterus.*

- l'action directe, en application externe, de substances hormonales ou chimiquement voisines, sur *Rhodnius prolixus,* WIGGLESWORTH (1963 a, b) et sur *Pyrrhocoris apterus,* SLAMA (1962, 1964).

L'ensemble de ces travaux aboutit aux mécanismes classiques de la commande hormonale : la cuticule larvaire ou juvénile est produite par la cellule épidermique travaillant en présence des hormones produites par les corpora allata. L'activité mitotique et le renouvellement de la cuticule par les cellules épidermiques sont commandées par l'hormone de mue.

A côté de cet ensemble de résultats nombreux et cohérents sur le mécanisme hormonal, les études détaillées sur l'activité de la cellule épidermique au cours d'un stade ou d'un groupe de stades correspondant à une transformation cuticulaire sont quasi inexistantes surtout pour les insectes holométaboles. Ce point fera l'objet d'une partie de notre travail.

III - RELATIONS CELLULE-CUTICULE

La séparation de la cellule épidermique et de la cuticule qu'elle secrète, utilisée pour décrire les caractéristiques essentielles de l'une et de l'autre, est très artificielle ; sauf au moment des mues, cellule et cuticule sont anatomiquement et physiologiquement liées. Les problèmes des liaisons anatomiques ont fait l'objet des travaux relatifs aux canalicules (pores-canaux) et aux microvillosités cytoplasmiques. Les problèmes touchant à la séparation de la cellule et de la cuticule au moment de la mue ont entraîné les études sur le liquide exuvial et les membranes exuviales.

A) Jonctions cellule-cuticule

1° Les canalicules cuticulaires ou pores-canaux (''pore-canals'')

Le très faible diamètre (0,1 à 0,2 µ) des canalicules cuticulaires des Insectes les rend difficilement observables en microscopie photonique sauf dans quelques cas, très rares, comme la cuticule des larves de Diptères où ils possèdent

un diamètre de un micron environ [1].

- Leur forme, apparemment hélicoïdale, a été décrite pour la première fois, par VITZOU en 1881 chez les décapodes. Cet aspect est confirmé à la fois chez les crustacés, DRACH (1939) et chez les insectes, WIGGLESWORTH (1933) pour *Rhodnius prolixus,* RICHARDS et ANDERSON (1942) pour *Periplaneta americana* et DENNELL (1943, 1946) pour les larves de Diptères. Leur disposition dans la cuticule semble variable et dès 1904, PLOTNIKOW remarque que leur partie apicale est ramifiée chez plusieurs insectes, ainsi que le confirme DENNELL (1946) pour les larves de Diptères et KUHN et PIEPHO (1938) pour *Ephestia kühniella.* Par contre, RICHARDS et ANDERSON (1942 a) signalent que ceux du pronotum de *Periplaneta americana* ne présentent pas de ramifications apicales (1942 a).

- Enfin, l'origine de leur forme hélicoïdale a suscité des interprétations diverses. En 1946, DENNELL affirme que la pression du sang, chez les larves de Diptères, est suffisante pour comprimer la cuticule et tasser les canalicules qui obtiendraient ainsi un trajet hélicoïdal. Une hypothèse comparable est avancée par RICHARDS (1951) ; il suppose qu'une contraction de la cuticule, provoquée par déshydratation ou par tassement moléculaire, peut expliquer la forme de ces derniers, s'ils ne sont pas eux-même contractés. Nous verrons d'après nos recherches personnelles et des travaux contemporains, quelle est l'interprétation actuelle de la mise en place des canalicules cuticulaires.

- Le rôle des canalicules a fait l'objet de nombreuses hypothèses : en 1864, LEYDIG pense que la cuticule est secrétée autour des canalicules. BRAUN (1875) et SADONES (1896) supposent qu'ils assurent la fixation cuticule-épiderme puis, par leur rupture, la séparation à la mue. HOLMGREEN (1902 b) et VERNE (1921) considèrent qu'ils représentent une ciliature ou une structure équivalente. L'observation de filaments dans les canalicules des hémiptères aquatiques par POISSON (1924) et dans ceux de *Rhodnius prolixus* par WIGGLESMORTH (1933) précise leur rapport avec la cellule épidermique et amène de nouvelles hypothèses. KUHN et PIEPHO (1938) puis PRYOR (1940 b) admettent qu'ils transportent un composé phénolique et une protéine nécessaires à la sclérification de la cuticule. Pour WIGGLESWORTH

(1) Ceux des crustacés présentant, par contre, un grand diamètre qui a permis leur première observation par VALENTIN (1837).

(1939), ils apportent l'enzyme oxydante nécessaire au tannage des protéines cuticulaires. D'autre part, DENNELL (1946) et WIGGLESWORTH (1947 b) supposent qu'ils transportent également un ou plusieurs constituants de l'épicuticule. Notons enfin que certaines cuticules sont dépourvues de canalicules : cuticules minces des diptères et sensilles (RICHARDS et ANDERSON 1942 a, RICHARDS et KORDA, 1947, 1948, 1950).

2° Microvillosités et sous-cuticule

Les travaux récents de microscopie électronique montrent l'existence de microvillosités épidermiques, pendant la secrétion cuticulaire. Entre ces microvillosités et la base de l'endocuticule définitive, il existe une zone de matériaux cuticulaires particuliers qui fut décrite dès 1956 par SCHMIDT sous le nom de couche sous-cuticulaire ("subcuticular layer"). Ce terme a été souvent repris, notamment par TAYLOR et RICHARDS (1963, 1965) et par DELACHAMBRE (1967).

Nous aurons l'occasion de compléter et de discuter les travaux récents concernant les microvillosités et la sous-cuticule.

B) Exuviation ; séparation cuticule et cellule au moment des mues

La séparation de l'épiderme et de la cuticule au moment de chaque mue comporte d'une part, le décollement proprement dit qui correspond à la rupture des liaisons (microvillosités et canalicules) et, d'autre part, l'apparition du liquide exuvial et la formation de la membrane exuviale.

- Le liquide exuvial a été observé pour la première fois par MALPIGHI en 1669 chez *Bombyx mori*. Il est secrété par les cellules épidermiques et digère une partie de la cuticule. Le liquide et les matériaux de digestion de la cuticule sont repris par les cellules épidermiques (WIGGLESWORTH 1933, PASSONNEAU et WILLIAMS 1953). Ce rôle du liquide exuvial est assuré par une tyrosinase, une protéase et une chitinase signalées chez *Cecropia* par ces mêmes auteurs.

En présence du liquide exuvial, une nouvelle structure cuticulaire apparaît dans l'espace séparant la cuticule résiduelle des cellules épidermiques (Fig. 1 p. 9). Cette structure est généralement appelée membrane exuviale (''ecdysial membrane'') par PASSONNEAU et WILLIAMS (1953) ou membrane de mue (''molting membrane'') par HINTON (1958) et MALEK (1958).

Nous discuterons à la fois la formation et l'origine de cette structure après l'exposé de nos recherches personnelles dans ce domaine.

IV - CYCLE CELLULAIRE , CYCLE CUTICULAIRE ET PROBLEMES DE TERMINOLOGIE

L'existence réelle d'un tégument s'étend sur deux stades successifs : la cellule épidermique prépare la cuticule dans la période qui précède la mue et l'achève après l'exuviation. La disjonction apparente du cycle de fonctionnement des cellules épidermiques et du cycle des mues a amené l'emploi de termes criticables et surtout trop nombreux. Les auteurs anglo-saxons emploient souvent le terme de stade (instar) pour un état plus ou moins complètement achevé de la cuticule (''actual instar'', ''observed instar'', ''pharate''), JENKIN (1966).

Il nous paraît nécessaire de préciser les définitions des termes suivants :

- le terme de stade (instar) n'est utilisé que pour la période de vie de l'insecte comprise entre deux mues (ecdysis) successives.

- le cycle épidermique correspond au cycle d'activité des cellules tégumentaires. Les cycles épidermiques successifs sont normalement séparés par les phases mitotiques.

- le cycle cuticulaire correspond à la genèse et à l'évolution complètes d'une cuticule, c'est-à-dire qu'il s'étend de la mise en place de la première couche de l'épicuticule jusqu'aux transformations ultimes de la cuticule prête à être rejetée.

Le cycle cuticulaire a une durée supérieure à celle du stade qui semble lui correspondre. En effet, avant la mue initiale du stade considéré , la cellule épidermique a mis en place une fraction importante du tégument dans la période pré-exuviale. Après la mue, et pendant tout le stade, jusqu'au rejet de la cuticule, à la mue suivante, des transformations pourront intervenir au niveau de la cuticule dans cette seconde période post-exuviale.

Les correspondances existant entre ces différents cycles et les interférences possibles avec la métamorphose sont résumées par la figure 2 (p.19).

V - BUTS ET LIMITES DU TRAVAIL

Lorsque nous avons commencé notre travail en 1962, et malgré l'abondance des documents bibliographiques nous avons été frappés par la relative pauvreté des recherches concernant trois secteurs qui nous paraissaient fondamentaux :

1° Le fonctionnement des cellules épidermiques n'avait pratiquement jamais été suivi sur l'ensemble du développement d'un même insecte. De plus, si les cellules spéciales tégumentaires et les cuticules particulières avaient été décrites, il n'existait pas d'étude précise des différentes régions en fonction du temps.

2° Les points fondamentaux et peut-être constants du fonctionnement des cellules épidermiques, aux différents états de l'insecte, n'avaient pas été précisés. On connaissait sommairement l'évolution de la cuticule et celle des cellules épidermiques à l'intérieur d'un stade et le tégument servait surtout de test pour les études endocrinologiques qui mettaient essentiellement en relief, les divers aspects de la cuticule.

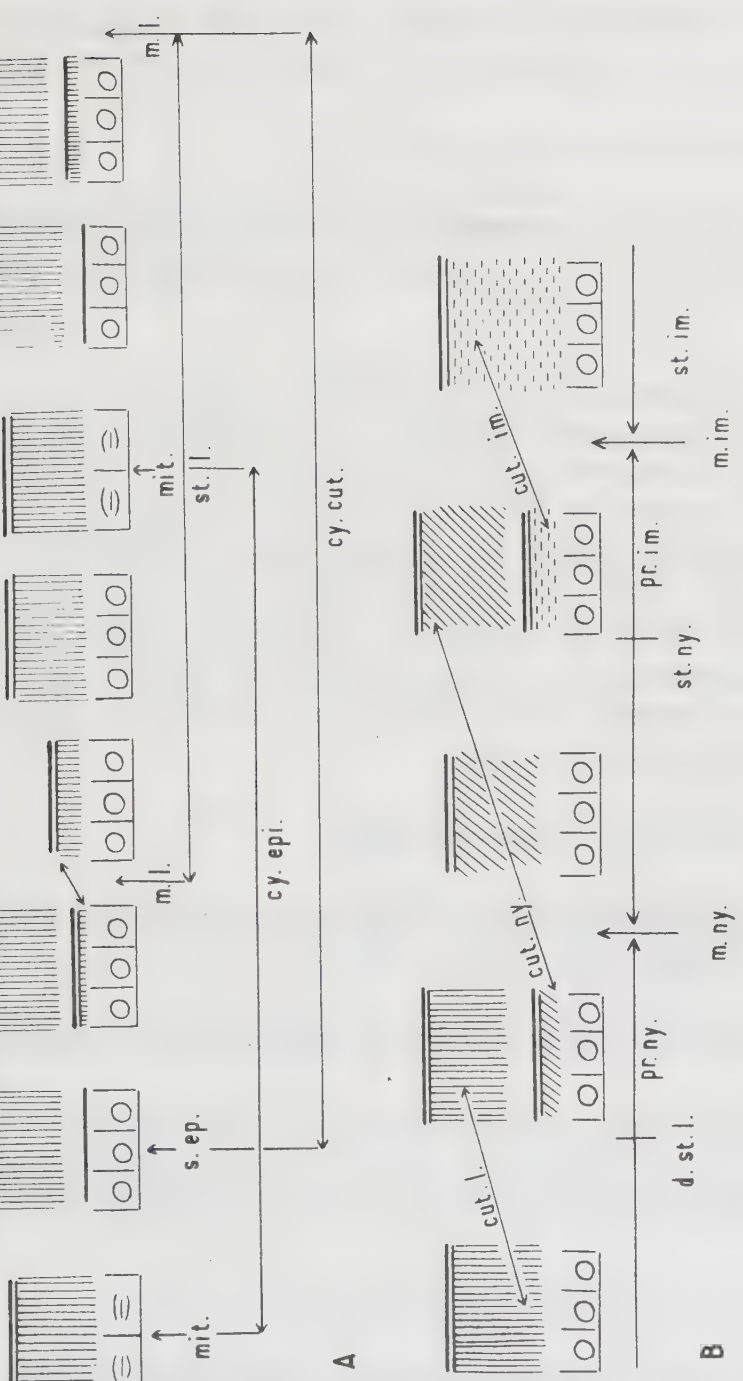


Figure 2 - Représentation schématique des cycles épidermiques et cuticulaires

A, au cours du développement larvaire,

B, pendant la métamorphose.

3° Aucune étude méthodique n'était réalisée sur les insectes à métamorphose complète, pour lesquels la diversité d'aspect du tégument est pourtant maximale (1).

En fonction de ces considérations, nous avons cherché à déterminer les caractéristiques fondamentales, morphologiques et fonctionnelles, de la cellule épidermique, en utilisant un holométabole.

Notre travail est basé essentiellement sur le Lépidoptère pyralide *Galleria mellonella* L. qui se prêtait aussi bien à une étude descriptive qu'aux essais expérimentaux qui se sont montrés rapidement indispensables. En plus de *Galleria,* nous avons suivi l'évolution du tégument chez un autre holométabole *Antheraea pernyi* Guer. (Lépidoptère Attacide), chez les hétérométaboles *Blatta orientalis* L. et *Blatella germanica* L. (Dictyoptères Blattides), *Locusta migratoria* L. (Orthoptère Acridide) *Dysdercus fasciatus* Sgn. (Hétéroptère, pyrrhocoride) et chez les Amétaboles *Thermobia domestica* Pack (Thysanoure Lépismatide) *Petrobius maritimus* Leach. (Thysanoure Machilide). Nous utiliserons dans les discussions et les généralisations les résultats fournis par ces espèces.

Trois axes ont dirigé notre travail :

- Un axe morphologique, étude descriptive de la cellule épidermique et de la cuticule dans l'espace et dans le temps.

- Un axe physiologique quantitatif relatif au dépôt des matériaux cuticulaires

- Un axe physiologique qualitatif concernant les causes des différenciations des cuticules et des cellules tégumentaires. Pour ces deux derniers axes, nous avons laissé de côté l'aspect hormonal qui avait été le plus étudié jusqu'à présent.

(1) Actuellement, malgré la multiplication des études ultrastructurales et les progrès réalisés dans les domaines de la structure fine de la cuticule et du tannage, ces questions fondamentales restent très pauvrement traitées.

Etude descriptive

L'évolution des structures tégumentaires au cours du développement comporte l'analyse des structures et des ultrastructures aux différentes étapes de l'ontogenèse de *Galleria mellonella* : téguments de l'embryon, des stades larvaires, du stade nymphal puis du stade imaginal.

L'étude comparée des structures tégumentaires typiques de ces différents stades ne peut être dissociée de celle de la mise en place et des modifications secondaires des produits déposés. L'étude qualitative des cycles épidermique et cuticulaire ainsi que celle des liaisons cellule-cuticule (membrane plasmique, sous-cuticule, canalicules) aux divers moments de la vie de l'insecte seront également réalisées au cours de cette première partie ainsi que celle du rejet de la vieille cuticule. Ce dernier point implique la comparaison des mécanismes mis en jeu et des matériaux spéciaux élaborés lors des différents types de mue. Le cycle des glandes de VERSON, qui nous ont semblé intervenir au moment des mues, sera suivi parallèlement au cycle cuticulaire.

L'apparition précoce, au cours du développement larvaire, des structures particulièrement typiques, nous a conduits à exposer les résultats concernant ce type cuticulaire avant ceux de l'embryon et du premier stade qui ne représentent qu'une très brève période par rapport à la durée totale de la vie larvaire. L'évolution du tégument larvaire est suivie par la description des structures tégumentaires nymphales et des structures imaginales achevant la métamorphose.

Etude expérimentale

Dans la seconde partie, l'étude dynamique des dépôts cuticulaires a été basée sur la détermination quantitative des couches de secrétions dans des conditions optimales d'alimentation et dans des conditions de jeûne plus ou moins sévère. Le rythme des dépôts cuticulaires et leur importance nous ont permis, ainsi, d'analyser le travail des cellules épidermiques. Une comparaison de l'importance des périodes pré et post-exuviales a pu être déduite de cette étude. Enfin, l'impor-

tance du mécanisme d'extension de la cuticule lors des mues et pendant les stades a pu être éclairci.

Dans la troisième partie, nous avons entrepris l'étude de la morphogenèse tégumentaire à l'aide de diverses greffes, les résultats morphologiques acquis précédemment nous ayant montré qu'il était possible de suivre, avec précision, le passage d'un territoire cellulaire larvaire, (établissant un relief homogène), à celui de la nymphe, puis à celui de l'adulte (qui constituent des reliefs hétérogènes).

Le premier but de nos transplantations tégumentaires a été de modifier cette continuité. Nous avons testé successivement l'aptitude des cellules épidermiques segmentaires et intersegmentaires à former une cuticule de remplacement en se multipliant ou en augmentant de taille ou en migrant. Les problèmes des compatibilités ont également été envisagés.

Ces points acquis, une question essentielle pouvait être abordée, celle des causes des différenciations spatiales du travail des cellules épidermiques, différenciations spatiales qui correspondent aux divers territoires de la nymphe et de l'adulte.

VI - MATERIEL VIVANT : CONDITIONS D'ELEVAGE ET CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES DE *GALLERIA*

Galleria mellonella étant élevée par de nombreux laboratoires, dans des conditions quelque peu différentes, nous préciserons les nôtres : nos élevages sont pratiqués en continu à partir d'une même souche sauvage maintenue, depuis une vingtaine d'années, à l'étuve (30 - 31° c) et à l'obscurité complète sur un mélange de cire d'abeille purifiée et de pollen lyophilisé.

Dans ces conditions, le développement est direct et chaque génération dure 40 à 45 jours. La vie de l'adulte est extrêmement brève, l'accouplement et la ponte suivent immédiatement la mue imaginale. Comme le développement embryon-

naire, le stade nymphal est constant, 7 jours ($\pm$ 12 heures). Par contre, le nombre et la durée des stades larvaires peuvent présenter des variations qui ont été notées depuis longtemps (mues surnuméraires, BOUNHIOL, 1938) et qui ont toujours empêché la détermination d'un cycle type à nombre fixe de mues larvaires.

Dans les conditions optimales d'élevage déjà citées, l'âge et l'état réel des larves peuvent être déterminés (ALLEGRET, 1956) en considérant les points suivants : une première période de croissance réalisée en une douzaine de jours amène les larves à l'avant-dernière mue larvaire. Cette période comporte un nombre minimal de 3 stades mais peut en comporter plus et se prolonger. A la fin de cette période, l'avant-dernière mue larvaire survient pour un poids compris entre 10 et 20 mg.

Après un avant-dernier stade de 3 à 4 jours, les sujets subissent leur dernière mue larvaire et pèsent alors entre 40 et 60 mg pour les mâles et entre 50 et 80 mg pour les femelles. Toujours dans les conditions optimales d'alimentation, le poids maximum est atteint rapidement (160 à 220 mg pour les mâles, 200 à 320 mg pour les femelles). La durée totale du dernier stade est de 7 à 9 jours, la mue nymphale étant précédée par l'arrêt de l'alimentation, les inversions de comportement correspondant à l'abandon du substrat alimentaire (montée) le filage du cocon, et enfin par une courte période de repos prénymphal.

La quantité de nourriture (cire et pollen) consommée par une larve dans la première partie de son développement, est très faible par rapport à celle qu'elle consommera dans la seconde. Les risques de sous-alimentation sont très grands dans la période correspondant à l'avant-dernier et au dernier stade et, pour les éviter, nous procédons toujours à une redistribution des populations au moment de l'avant-dernière mue larvaire [1].

(1) Un bocal d'élevage contenant un litre du mélange cire et pollen permet le développement de dix à quinze mille larves (descendance normale de 6 couples) pendant les 10 à 12 premiers jours. Il sera suffisant, pour à peine une centaine de larves, pendant la seconde période.

Tous les stades larvaires sont remarquables par leur rapidité et par la succession de deux périodes, une période initiale d'alimentation prédominante, pendant laquelle la larve construit une galerie de soie inorganisée et une seconde période de prémue, pendant laquelle la larve construit un cocon (cocon imparfait ou fourreau de mue pour les 1ers stades, cocon de nymphose parfait au dernier stade). Il est ainsi facile de sélectionner des sujets qui vont effectuer une mue. L'exuviation est elle-même toujours rapide.

Ce cycle optimal peut être modifié par des variations qualitatives ou quantitatives d'alimentation (BOUNHIOL, 1938, ALLEGRET, 1956, 1963) qui peuvent se résumer ainsi : un jeûne absolu imposé pendant la période initiale d'alimentation montre l'existence d'une "période indispensable" à la réalisation de la mue suivante, - un jeûne protidique, laisse persister la mue suivante mais apparaît capable de dissocier la métamorphose de la mue. Il est alors possible d'obtenir des nymphes et des adultes réduits ou nains et des mues larvaires sans augmentation de taille. Ces carences alimentaires doivent être imposées à des sujets strictement isolés sous peine de voir apparaître le cannibalisme.

TECHNIQUES

Les prélèvements pour l'histologie, l'histochimie et la microscopie électronique, sont réalisés sur des animaux anesthésiés à l'éther pour éviter les contractions tégumentaires.

Fixateurs

Pour l'histologie classique, nous avons essentiellement employé le Bouin aqueux, le Dubosq et le Carnoy ; pour la cytochimie, le formol neutre salé ; le formol calcium de Baker, le Ciaccio et le Gendre ; pour la microscopie électronique nous avons utilisé la glutaraldéhyde seule à 1,5 °/o à PH = 7,2 et 0,1 M additionnée

de 5 °/o de saccharose ou suivie d'une post-fixation par l'osmium à 0,1 M et PH = 7,2. La fixation par le tétroxyde d'osmium seul a été également utilisée. Ces trois variantes ont aussi servi pour la cytologie.

Inclusions et coupes

Pour l'histologie générale et la cytochimie, nous avons inclus les pièces dans la paraffine après déshydratation par l'alcool éthylique et imprégnation par le toluène mais surtout par l'alcool butylique. Nous avons réalisé des coupes d'épaisseur variable (2,5 à 10 μ) avec un microtome ordinaire. Du matériel frais a été inclus directement dans la glace pour la recherche des lipides puis coupé avec un microtome à congélation ou un cryostat. Pour la microscopie électronique, les pièces ont été incluses dans l'araldite après déshydratation par l'alcool éthylique et imprégnation par l'oxyde de propylène. Elles étaient ensuite réorientées convenablement par collage du bloc taillé. Les coupes fines à 1 μ et les coupes ultrafines ont été obtenues avec un ultramicrotome et des rasoirs de verre ou un diamant.

Colorations et réactions histochimiques

Les colorations les plus employées sont l'hémalun-éosine, la trioxyhématéine ferrique, la fuchsine paraldéhyde seule et après oxydation permanganique et surtout la triple coloration de Mallory. D'autre part, nous avons employé le feulgen-vert lumière sur coupe et en masse, notamment pour les glandes de VERSON, ainsi que le vert de méthyle-pyronine pour l'observation des acides nucléiques. La coloration par l'acide périodique Schiff (P.A.S.) a été utilisée pour la signalisation des polysaccharides et pour la détection des substances glycogéniques ainsi que le Bauer. Les résultats de ces techniques ont été contrôlés par digestion salivaire et action de la Maltase. Nous avons employé le bleu Alcian suivant HOWRY ainsi que le P.A.S. après acétylation réversible pour la recherche des mucopolysaccharides acides et la réaction de SALAZAR au tannin acétique et chlorure ferrique comme réaction générale des protides. Les éléments de nature lipidique ont été colorés par le Noir

Soudan. Les coupes fines (1 µ) faites dans l'araldite, ont été colorées à chaud par le bleu de Toluidine à 1 °/o dans une solution de borate de sodium à 1 °/o puis montées dans l'araldite entre lame et lamelle. Les coupes ultrafines pour le microscope électronique ont été contrastées par l'acide phosphotungstique mais surtout par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb, puis observées avec un microscope R.C.A.

Première Partie

EVOLUTION DU TEGUMENT AU COURS DU DEVELOPPEMENT

CHAPITRE I

CONSTITUANTS FONDAMENTAUX DE LA CUTICULE LARVAIRE ETUDE DE LEUR STRUCTURE ET DE LEUR MISE EN PLACE PAR LA CELLULE EPIDERMIQUE

LE TEGUMENT LARVAIRE TYPIQUE

Dès le deuxième stade, la cuticule de *Galleria mellonella* présente des caractères strictement larvaires qui resteront constants. Nous ne décrirons la structure et le mode de formation du tégument larvaire que pour la dernière cuticule c'est-à-dire celle qui est mise en place à la fin de l'avant-dernier stade larvaire et au début du dernier. Cette description est valable pour tous les stades larvaires à l'exception du 1er que nous étudierons ultérieurement.

A) Aspects histologiques

1° Période pré-exuviale - Elle débute avec l'apparition des divisions cellulaires.

Les mitoses, très fugaces, interviennent juste avant le décollement épidermique. Elles marquent la limite exacte entre chaque cycle secrétoire. Bien qu'elles semblent moins nombreuses que lors de l'établissement des épidermes nymphal et imaginal, nous les avons également observées entre deux cycles larvaires.

Il semble que toutes les cellules se divisent une fois mais nous préciserons l'aspect quantitatif de ce problème lors de l'étude dynamique de la croissance épidermique.

Aussitôt après le décollement épidermique, les cellules, qui étaient très aplaties avant les mitoses (Pl. I - 1, 2, p.164) sont maintenant typiquement cubiques. Leurs noyaux sont très gros et ronds et occupent presque toute la largeur du cytoplasme (Pl. I - 4, 5, 6, p.164).

Au-dessus de chacun des noyaux, on peut distinguer de l'extérieur vers l'intérieur, trois zones superposées :

1 - une bande mince et homogène qui limite la partie supérieure du tégument et constitue une sorte de calotte à convexité tournée vers le haut (Pl. I - 4, 5, 6, p.164). Cette bande mince (1 µ) est colorée en rouge pâle par la fuchsine acide du Mallory puis elle acquiert rapidement la coloration rouge vif caractéristique de l'épicuticule définitive. Cette couche épicuticulaire est continue sur toute la surface de l'épiderme mais elle est très plissée par l'existence des calottes convexes formées au niveau de chaque cellule (Pl. I - 3, 4, 5, 6, p.164).

2 - une zone presque incolore qui paraît constituée de gros tubules verticaux. Chacune de ces zones ne fusionne jamais avec celle de la cellule voisine (Pl. I - 4, 5, 6, p.164). Cette structure tubulaire disparaîtra et sera remplacée par un matériel

dense et homogène qui se colorera en rouge, comme l'épicuticule, par la fuchsine acide. Ces amas correspondent aux sommets des sclérites cellulaires qui resteront toujours indépendants les uns des autres (Pl. I - 1, 2, p.164 et Pl. II - 1, 2, 3, 4, p.166).

3 - Les sommets des sclérites recouvrent la majeure partie du cytoplasme qui est très granuleux, très dense, et très intensément coloré par la fuchsine acide du Mallory. Entre les sclérites, une petite région colorée en rouge comme le cytoplasme mais plus dense et plus homogène surmonte la périphérie du cytoplasme. Elle correspond aux premiers dépôts endocuticulaires dont la colorabilité définitive (bleu par le bleu de méthyle du Mallory) n'est pas encore acquise ou est masquée par la masse rouge du cytoplasme (Pl. I - 5, 6, p.164). La comparaison des structures et ultrastructures étudiées sur un même prélèvement confirmera cette observation. Le dépôt endocuticulaire augmente d'épaisseur, et son aspect stratifié ainsi que sa coloration bleue définitive apparaîtront juste avant l'exuviation (pl. I - 3, p.164 et Pl. II - 1, 2, 3, p.166).

Avant la mue, nous pouvons déjà distinguer une épicuticule externe très homogène et apparemment définitive, une cuticule externe comme l'exocuticule classique des insectes hétérométaboles mais représentée par un sclérite cellulaire indépendant, et une endocuticule périphérique entourant le sclérite central. Nous préciserons ultérieurement les types cuticulaires qui constituent chaque sclérite.

2° Période post-exuviale

La phase secrétoire, bien qu'apparemment ralentie, persiste toujours et un important cône cytoplasmique relie encore chaque sclérite cellulaire à sa cellule formatrice (Pl. II - 1, 2, 3, p. 166).

Sur le tégument âgé de la larve du dernier stade où les structures sont les plus épaisses, des coupes suffisamment minces (1 µ) et la métachromasie du bleu de toluidine permettent de montrer, dès maintenant, qu'il existe plusieurs éléments cuticulaires distincts dans chaque sclérite cellulaire.

Une couche mince, homogène, et d'épaisseur régulière, qui s'étend au-dessus des sclérites, présente une coloration bleue (Fig. 3, p. 31). Elle correspond à la couche épicuticulaire profonde. Sous cette couche, et seulement au niveau des sclérites, on trouve une autre couche, plus épaisse et bien délimitée par sa coloration violette (Fig. 3, p. 31). Ce premier élément sous épicuticulaire représente la zone supérieure du sclérite. Elle repose sur une autre structure de couleur verdâtre qui renferme les pigments mélaniques de teinte ambrée et qui se prolonge en formant le pied du sclérite. A la périphérie du sclérite, on distingue facilement une troisième zone de couleur gris-rose ou grise qui est pénétrée par chaque couche endocuticulaire bleue foncé (Fig. 3, p. 31). La microscopie électronique permettra de préciser si les couches d'endocuticule se prolongent réellement dans cette zone périphérique du pied du sclérite ou si elles y pénètrent en changeant d'ultrastructure.

Le déplissement épicuticulaire qui se produit entre les sclérites se fait en partie lors de la mue et, en partie, au cours de la période post-exuviale. Au moment de la mue, il se produit un déplissement partiel et rapide. Après la mue, par contre, le déplissement sera plus lent et plus progressif, et de plus, il sera coordonné avec l'épaississement de l'endocuticule et avec l'allongement du pied des sclérites. L'étude de la croissance cuticulaire, par l'observation des ultrastructures et par les mesures quantitatives du dépôt cuticulaire, nous permettra de comprendre comment les différents éléments cuticulaires peuvent augmenter de volume simultanément et comment le volume de la larve peut s'accroître au cours de l'intermue, sans que le plan d'ensemble de la structure cuticulaire soit modifié et sans que les liaisons cuticule-épiderme soient déplacées.

B) Données histochimiques

1° Les acides nucléiques

Les colorations du tégument larvaire par le vert de méthyle-pyronine au cours du cycle cuticulaire montrent essentiellement que le cytoplasme des cellules épidermiques présente une réaction Pyronine très positive pendant la période pré-exuviale. Après la mue, l'épiderme des larves de l'avant-dernier stade âgées de 36 heures

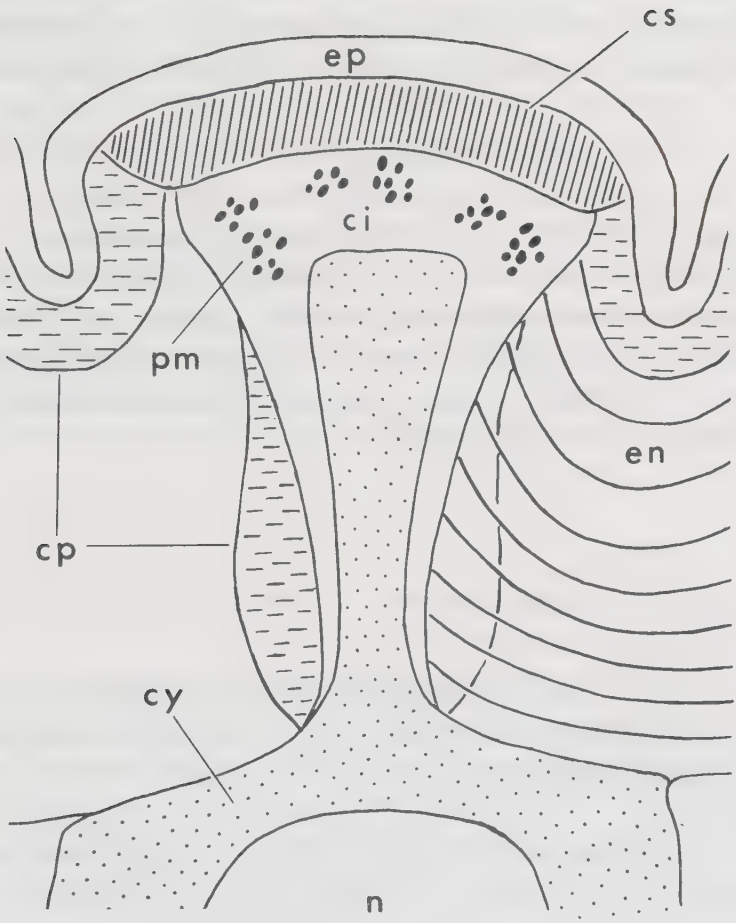


Figure 3 - Principaux éléments cuticulaires reconnaissables sur une coupe fine (1 µ) colorée par le bleu de toluidine.

c.s. cuticule supérieure du sclérite, **c.p.** cuticule périphérique du pied du sclérite et de la zone sous-épicuticulaire, **c.i.** cuticule interne du sclérite, **cy.** cytoplasme, **en.** endocuticule, **ep.** épicuticule, **n.** noyau, **p.m.** pigments mélaniques.

présente une réaction positive moins intense que celle observée avant la mue. Ces observations laissent supposer un prolongement de l'activité épidermique au moins 36 heures après la mue alors que les mitoses interviennent environ 48 heures après la mue. Ces résultats ne sont pas tout à fait comparables à ceux observés pour *Calpodes ethlius,* comportant deux maxima situés avant et après la mue (LOCKE, 1965).

Les colorations nucléaires par le Feulgen et par le vert de méthyle montrent que les noyaux sont plus nettement Feulgen positifs avant qu'après la mue, mais cette différence d'aspect correspond très probablement à l'accroissement du volume du noyau après la mue. D'autre part, les noyaux de tous les tissus des larves femelles renferment une masse circulaire, colorée par le Feulgen et par le vert de méthyle, possédant des dimensions supérieures à celles des nucléoles et correspondant à la chromatine sexuelle que nous utiliserons pour sexer les larves dans nos expériences de greffes tégumentaires.

2° Les polysaccharides

Chez *Galleria,* la technique du P.A.S. permet d'observer une réaction positive et régulière pour l'endocuticule, aussi bien pendant la période pré-exuviale que pendant la période post-exuviale, (Pl. III - 1, p.168).

Cette réaction ne disparaît pas après une acétylation de 24 heures à 40° ni après une digestion salivaire ou après l'action de la maltase. Nous concluons que cette réaction est en rapport avec la présence de chitine. L'épicuticule, les sclérites cuticulaires et la couche sous-épicuticulaire sont par contre franchement négatifs (Pl. III - 1, p.168). Cette réaction est normale pour l'épicuticule dépourvue de chitine. Pour les sclérites et la zone sous épicuticulaire comprise entre les sclérites, la chitine ne réagit pas car elle est "masquée" par la sclérification ou une modification analogue.

L'épiderme est P.A.S. négatif ou faiblement positif avant comme après la mue. Par contre, le tissu adipeux sous-épidermique qui est également P.A.S. négatif avant et après la mue se garnit de granules P.A.S. positifs entre la 10ème et la 36ème heure après la mue (Pl. III - 5, p.168). Ces granules P.A.S. positifs du tissu

adipeux disparaissent après une digestion salivaire à 37° pendant trente minutes ainsi qu'après une digestion par la maltase à 37° pendant une heure, ce qui indique leur nature glycogénique. Chez les larves de l'avant-dernier stade, ils apparaissent vers la 10e heure, sont très nombreux entre la 18e et la 24e heure, puis disparaissent à partir de la 36e heure, (tableau 1, p. 34). Remarquons que le tissu adipeux profond ou péri-intestinal, est toujours P.A.S. négatif de sorte que chez les larves venant de muer, seule, la gonade contient des granules P.A.S. positifs.

D'autre part, si la coloration par le bleu alcian reste négative sur toute la cuticule, la coloration par la fuchsine paraldéhyde après oxydation permanganique est nettement positive pour une bande sous-épicuticulaire régulière et pour la périphérie des pieds des sclérites cellulaires (Pl. III - 2, p.168). Cette couche sous-épicuticulaire observée à l'immersion apparaît constituée de granules très serrés possédant une belle teinte violette (Pl. III - 4, p.168).

3° Les protéines

La réaction générale des protéines selon SALAZAR est faiblement positive au niveau de la cuticule, mais, à l'inverse de ce que nous avons vu avec le P.A.S. la réaction est également positive pour l'épiderme. De plus, la surface apicale de l'épiderme est bordée par une ligne très positive par rapport au reste du cytoplasme. Cette ligne sombre marque les limites supérieures des cellules et souligne la pénétration de chaque cellule dans l'axe interne du sclérite correspondant. Cette bordure apicale de l'épiderme correspond à la zone active des microvillosités visibles au microscope électronique. La périphérie des sclérites et les zones sous-épicuticulaires situées entre les sclérites, fortement colorées par la fuchsine paraldéhyde mais P.A.S. négatifs, présentent également une réaction négative à la technique de SALAZAR. Ceci semble montrer que ces régions sont non seulement différentes des exocuticules classiques mais que leur nature chimique est également différente de celle de l'endocuticule.

Ces structures correspondent à ce qui a été nommé mésocuticule par SCHATZ chez les Blattes (1952), par NOBLE-NESBITT pour *Thermobia domestica* (1961, 1967) par DELACHAMBRE chez la nymphe de *Tenebrio molitor* (1967).

Age de la cuticule	P.A.S.	P.A.S. après maltase
pré-exuviale	-	-
exuviale (0 h)	-	
2 h	-	
6 h	-	
10 h	+	-
12 h	++	-
18 h	++++	-
24 h	++++	-
30 h	+++	-
36 h	++	-
48 h	-	
72 h	-	

Tableau 1 - Avant-dernier stade de *Galleria*. Répartition des granules glycogéniques du tissu adipeux sous épidermique, au cours de l'intermue.

C) Ultrastructure du tégument larvaire

Nous avons vu que les structures histologiques ne sont pas suffisantes pour comprendre la structure complexe de la cuticule larvaire. Elles ne peuvent non plus expliquer, ni les rapports entre les divers éléments tégumentaires (cellule épidermique, épicuticule, endocuticule, sclérites cellulaires) ni leur origine ou leur rôle dans la vie du tégument et notamment dans les divers processus de croissance.

L'analyse des ultrastructures nous permettra de préciser ces divers points.

1° Ultrastructure et mise en place de l'épicuticule

L'histologie nous a montré que l'épicuticule larvaire se formait la première et très rapidement ce qui explique les difficultés rencontrées malgré l'établissement d'un calendrier précis pour fixer l'épiderme au moment favorable du cycle cuticulaire. Des prélèvements très rapprochés au moment présumé de la formation épicuticulaire, apportent les précisions suivantes sur l'épicuticule proprement dite, sur les cellules épidermiques et sur l'espace exuvial au moment du dépôt épicuticulaire.

a - L'épicuticule

Juste après le décollement de la vieille cuticule encore intacte, on distingue très difficilement une limite cellulaire constituée d'une membrane simple très mince (25 Å), différente d'une membrane plasmique classique. Cette limite épidermique ne présente pas de microvillosités. Aussitôt après cette période, les cellules épidermiques présentent une membrane plasmique apicale qui forme immédiatement des microvillosités. Au sommet des microvillosités, la cellule épidermique dépose des plages de matériel où l'on peut déjà reconnaître trois lames représentées par deux feuillets denses séparés par un feuillet clair (Pl. IV - 1, p.170). Le feuillet dense externe plus mince que les deux autres mesure environ 25 à 30 Å. Le feuillet dense interne mesure 40 à 50 Å, tandis que le feuillet clair intermédiaire ne dépasse pas

30 Å d'épaisseur. Enfin, remarquons que le feuillet interne est non seulement plus épais, mais surtout plus dense que le feuillet externe. Chacune de ces plages trilaminées est légèrement convexe, cette convexité étant tournée vers le haut c'est-à-dire vers l'espace exuvial qui s'est constitué lors du décollement de l'ancienne cuticule et pendant le dépôt épicuticulaire (Pl. IV - 1, p.170). Entre ces plages trilaminées, des espaces persistent suffisamment longtemps et doivent pouvoir permettre des échanges de substances aqueuses ou même de matériaux de grandes dimensions entre la vieille cuticule et l'espace exuvial d'une part, et le cytoplasme épidermique d'autre part. Lorsque deux plages à structure trilaminée sont très voisines, une double membrane très fine semble réunir leurs bords. Ceci semble indiquer que la structure laminée se forme d'abord et qu'un épaississement survient secondairement. Très rapidement ces plages augmentent de surface et forment un revêtement continu sur toute la surface épidermique qui correspondra à la couche de cuticuline de l'épicuticule (1).

Après avoir observé, en 1958, seulement deux couches denses encadrant une couche claire pour les trachéoles de *Rhodnius,* LOCKE signale, en 1966, que la cuticuline des trachéoles de *Calpodes* est constituée de trois couches denses, et qu'elle acquiert ensuite un aspect poreux dû à la présence de masses cylindriques verticales (25 à 30 Å de diamètre) séparées par des espaces (30 Å de largeur) régulièrement intercalés entre elles.

Nous n'avons pas observé chez *Galleria,* ni la 3ème couche dense, ni la structure poreuse provisoire. Ne pouvant expliquer ce changement d'aspect LOCKE a lui-même pensé à l'éventualité d'un artefact avant d'admettre cette structure secondaire. NOBLE-NESBITT (1967) pense que la structure poreuse décrite par LOCKE pourrait être en rapport avec la réabsorption des produits de digestion de la vieille cuticule. Les travaux actuels ne permettent pas d'affirmer qu'il existe un mécanisme général de la formation de la cuticuline. Nous pensons en tout cas qu'il est difficile d'affirmer que la membrane plasmique joue le rôle de modèle dans la formation de la cuticuline malgré les grandes ressemblances existant

(1) Le terme de cuticuline a été employé par WIGGLESWORTH en 1933 pour le matériel correspondant à la plus grande partie de l'épicuticule. Comme LOCKE (1959, 1964, 1966), nous employons le terme de cuticuline pour désigner la structure cuticulaire qui apparaît la première

entre les deux structures. D'ailleurs on ne comprendrait pas pourquoi la cuticuline n'apparaîtrait pas directement sur toute la surface épidermique. Nos observations personnelles permettent d'affirmer que la cuticuline se forme d'emblée avec sa structure trilaminée et qu'elle semble correspondre, notamment entre les plages formées les premières, à un matériel qui paraît s'agglomérer sur une très fine pellicule primitive qui réunit les bords de deux plages voisines. S'il existe des zones spécialisées sur la membrane plasmique où débute le dépôt de cuticuline, elles ne peuvent être distinguées, a priori, du reste de la surface cellulaire. La présence des zones dépourvues de cuticuline entre les plages déjà pourvues, est certainement très importante. Chez *Galleria*, ces zones sont très nombreuses et représentent au moins la même surface que celle correspondant aux zones des premiers dépôts Enfin, il n'est pas possible, pour le moment de dire si ces plages de dépôt initial sont en rapport avec des terminaisons localisées des filaments des canalicules cuticulaires car ces derniers ne sont vraiment visibles que dans les couches épicuticulaires déposées après la cuticuline.

Si l'on observe l'épicuticule d'une larve âgée, on constate que l'aspect trilaminé de la cuticuline n'est plus visible (1), mais qu'elle est recouverte d'une couche claire et d'une couche dense que nous nommerons épicuticule externe (Fig. 4, p. 38). Notons que LOCKE décrit en 1961, pour le dernier stade de *Galleria,* une couche supplémentaire très irrégulière qu'il nomme cément.

Sous la cuticuline, les cellules épidermiques déposent une nouvelle couche dense aux électrons mais beaucoup plus épaisse puisqu'elle mesure environ 0,2 micron d'épaisseur, (Pl. V - 3, p.172 et Fig. 4, p. 38). C'est cette couche qui est fuchsinophile, lors de la période pré-exuviale et devient incolore après l'exuviation. LOCKE l'a nommée couche dense (''dense layer'') pour *Galleria* (1959), il la nomme ensuite épicuticule protéinique (''protein epicuticle'') pour *Calpodes ethlius* (1966).

Chez *Galleria mellonella,* elle est légèrement épaissie (d'environ 75 Å) au niveau des sclérites cellulaires, mais cette différence par rapport aux régions situées entre les sclérites, ne correspond pas du tout à l'important épaississement signalé par

(1) Chez le criquet, RINTERKNECHT observe également que la couche claire de la cuticuline trilaminée disparaît en quelques heures, la réduisant à une seule couche sombre (1966).

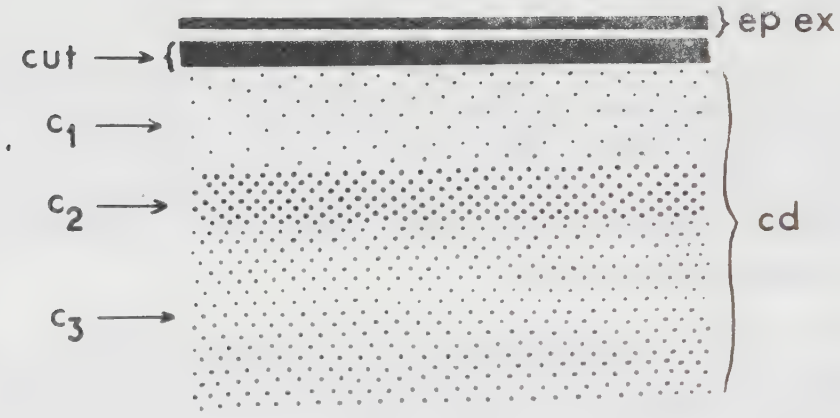


Figure 4 - Schéma représentant les principales couches de l'épicuticule de *Galleria mellonella*

ep. ex. épicuticule externe, **cd.** couche dense protéinique c1, 2, 3 trois couches de la couche dense, **cut.** cuticuline.

LOCKE (1961) qui inclut très certainement la première partie du sclérite puisqu'il indique qu'elle renferme des structures lâches où les filaments des canalicules cuticulaires se ramifient. Nos observations personnelles montrent que la couche dense n'est pas totalement homogène au niveau des sclérites. Elle est constituée par trois parties : (Pl. V - 3, p.172 et Fig. 4, p. 38) une couche supérieure (40 Å) peu dense est séparée d'une couche inférieure plus dense et plus épaisse par une bande intermédiaire mince et granuleuse (25 Å) (Pl. V - 3, p.172 et Fig. 4, p. 38). Entre les sclérites, où l'épaisseur totale de la couche dense est plus faible, la superposition de ces trois parties n'a pu être reconnue. D'après LAI-FOOK (1966) la couche dense de l'épicuticule serait riche en phénolases.

b - Les cellules épidermiques

Dès la mise en place de l'épicuticule, les membranes plasmiques séparant les cellules épidermiques montrent d'importants replis et des desmosomes souvent proches des microvillosités apicales (Pl. IV - 3, p.170). Les noyaux sont parfaitement arrondis comme semblaient l'indiquer les images histologiques et ils renferment un nucléole volumineux. Les éléments cellulaires habituels : ergastoplasme et mitochondries sont présents et d'apparence classique. Notons que les mitochondries occupent essentiellement la partie supérieure du cytoplasme tandis que l'ergastoplasme est très abondant dans la partie inférieure et essentiellement autour du noyau. Les mitochondries possèdent une forme généralement arrondie et des crêtes plus ou moins parallèles et très serrées. Nous observons quelques microtubules surtout au voisinage des contacts cellulaires (Pl. IV - 3, p.170). Nous n'avons jamais observé d'images golgiennes classiques et la couche cytoplasmique située immédiatement sous les microvillosités est toujours totalement dépourvue d'organites cellulaires. A ce niveau il existe seulement des ribosomes libres et une très fine granulation identique à celle qui occupe, à ce moment, tout le système ergastoplasmique ainsi que les espaces intercellulaires très développés au cours de cette période initiale de la secrétion cuticulaire. (1)

(1) La très fine granulation décrite ici ne peut provenir d'un artefact, la lumière des trachées restant parfaitement claire.

L'aspect dense de l'ensemble de l'épiderme va persister jusqu'au début de la période post-exuviale. Remarquons qu'il correspond à la période pendant laquelle les colorations histologiques sont toujours très médiocres à cause d'une mauvaise séparation des colorants nucléaire et cytoplasmique. D'autre part, pendant toute la période pré-exuviale, la partie inférieure des cellules épidermiques est limitée par une membrane plasmique ne possédant pratiquement pas de replis.

2° Ultrastructure de la mésocuticule

Dans les cuticules rigides, l'exocuticule classique repose souvent sur une couche différente, la mésocuticule qui recouvre l'endocuticule. Chez *Galleria,* la mésocuticule est déposée juste avant la mue dans les régions sous-épicuticulaires situees entre les sclerites. Nous avons indiqué les colorabilités et les réactions histochimiques qui la distinguent des sclérites cellulaires et de l'endocuticule.

L'observation de la mésocuticule au microscope électronique montre qu'elle est composée de deux ou trois couches ayant le même type d'ultrastructure fibreuse que l'endocuticule mais elle est moins régulière et surtout son aspect varie entre le moment de son dépôt (Pl. V - 1, p.172) et après la mue où ses fibres sont devenues plus lâches, l'ensemble paraissant avoir augmenté de volume par l'apport d'un matériel secondaire non fibreux (Pl. V - 2, p.172) et P.A.S. négatif. Il est représenté par les granules intensément colorés par la fuchsine paraldéhyde après oxydation permanganique (Pl. III 1, 2, 3, 4, p.168). Ces matériaux ne sont plus visibles en microscopie électronique ce qui donne à la mésocuticule une structure très lâche et apparemment plus fragile qu'au moment de son dépôt. Malgré ces modifications secondaires importantes, l'arrangement des fibres de la mésocuticule est identique à celui de l'endocuticule. Nous l'étudierons en même temps que cette dernière où il est beaucoup plus régulier. Enfin, en plus de la mésocuticule sous-épicuticulaire, le tegument formera une autre mésocuticule post-exuviale qui épaissira le pied des sclérites cellulaires.

3° Ultrastructure et mise en place de l'endocuticule

Nous venons de voir que la cuticule larvaire de *Galleria* est bien différente du schéma classique, décrit par WIGGLESWORTH pour *Rhodnius* (1939), qui est essentiellement constitué de deux couches sous-épicuticulaires : l'exocuticule externe et l'endocuticule interne. Par rapport à ce type de cuticule rigide, dure, il existe encore d'autres variations importantes concernant la structure et la disposition des éléments cuticulaires. Nous étudierons d'abord l'endocuticule et nous terminerons par le sclérite cellulaire bien qu'ils ne représentent pas deux dépôts successifs puisqu'ils sont secrétés simultanément.

a - Mode de dépôt de l'endocuticule

L'histologie montre qu'une faible épaisseur d'endocuticule est secrétée immédiatement après la mésocuticule, c'est-à-dire pendant la fin de la période pré-exuviale. Ce premier dépôt endocuticulaire présente un aspect stratifié qui est très difficile à observer sinon impossible en microscopie photonique. Le microscope électronique permet de vérifier qu'il est constitué, pour le dernier tégument larvaire de *Galleria*, de quatre à cinq strates qui ont une structure fibreuse et une très faible épaisseur. De nouvelles strates seront déposées, ensuite, au cours de la période post-exuviale.

Lors de la secrétion de l'endocuticule pré-exuviale chaque couche déposée semble acquérir d'emblée, comme la mésocuticule, la structure fibreuse définitive puisque ses fibres sont toujours en contact direct avec les microvillosités épidermiques (Pl. IV - 2, p.170 et Pl. V - 1, p.172). Cet aspect, caractéristique de la période pré-exuviale, l'est aussi, pour le dépôt des premières couches post-exuviales, Par contre, sur des larves plus âgées, la base de l'endocuticule située au-dessus des microvillosités épidermiques peut présenter les trois aspects suivants :

- ou bien elle est constituée pour moitié de fibres dans sa partie supérieure et pour moitié d'une zone granuleuse dans sa partie inférieure.

- ou bien elle est totalement granuleuse

- ou bien elle possède une épaisseur de matériel granuleux équivalent à plusieurs couches d'endocuticule définitive, aspect fréquent chez la nymphe (Pl. X - 3, p.182).

Ces variations d'aspect et d'épaisseur du matériel déposé juste au-dessus des microvillosités semblent résulter d'une variation de la vitesse d'acquisition de la structure fibreuse plutôt que d'une diminution de la vitesse de secrétion. L'acquisition de la structure définitive devenant plus lente que la secrétion, fait que la couche granuleuse devient de plus en plus évidente au cours du stade. Ceci n'implique pas que la secrétion épidermique soit parfaitement régulière et uniforme. Sa vitesse et son rythme seront précisés par l'étude expérimentale.

Cette ultrastructure granuleuse à la limite cellule-cuticule correspond, chez la larve de *Galleria,* à une mince bande P.A.S. positive et colorable par la fuchsine paraldéhyde après oxydation permanganique. Ces résultats rejoignent les premières observations de SCHMIDT (1956), qui a appelé cette zone sous-cuticule (''sub-cuticular layer'') et l'a considérée comme étant une structure définitive et non renouvelée au cours de la secrétion. La sous-cuticule est au contraire une structure transitoire du matériel secrété, qui acquiert secondairement, et dans une direction centripète par rapport à la cellule épidermique, la structure définitive de l'endocuticule. Ces conclusions rejoignent les interprétations de LOCKE (1964), de TAYLOR et RICHARDS (1965), et de RICHARDS (1967).

L'existence d'une sous-cuticule possédant au même moment une structure provisoire granuleuse au contact des microvillosités et une structure fibreuse au contact de la couche d'endocuticule précédente semble indiquer que cette structuration hélicoïdale définitive s'acquiert secondairement par polymérisation. Ces remarques sont en accord avec les conclusions de NOBLE-NESBITT (1963) pour le collembole *Podura aquatica.*

Bien que l'action éventuelle des microvillosités épidermiques ou le rôle des ribosomes dans l'acquisition de la structure torsadée de l'endocuticule n'aient pu être démontrés, ces facteurs, ne doivent pas être rejetés à priori. En effet, ils pourraient être impliqués dans la mise en place des agrégats moléculaires et préparer le résultat de la polymérisation finale, comme pourrait le laisser penser, le contact direct des microvillosités et des fibres lors de la phase secrétoire pré-exuviale ou encore, le rassemblement et l'alignement spectaculaire des ribosomes chez un

autre Lépidoptère *Antheraea pernyi* (Pl. VIII - 4, p.178).

b - Structure de l'endocuticule

Depuis les premières observations histologiques précises du tégument des Arthropodes et surtout des crustacés, dont la structure fibreuse est souvent visible en microscopie photonique, l'allure parabolique des fibres avait intrigué beaucoup de morphologistes. Cet aspect semblait constant quelle que soit l'orientation du plan de coupe. En 1965, BOULIGAND donne une interprétation logique de cette structure et la représente par un modèle montrant que chaque strate est composée par la superposition de plusieurs microstrates de quelques centaines d'Angströms d'épaisseur chacune. Chaque microstrate est constituée de microfibrilles parallèles entre elles. L'orientation des microfibrilles d'une microstrate forme avec celle de la microstrate suivante un angle de quelques degrés. L'ensemble des microstrates constituant une strate endocuticulaire classique correspond à une rotation de 180^{o}.

Les coupes obliques de l'endocuticule de *Galleria* (45^{o} par rapport à la surface cuticulaire) présentent une structure fibreuse d'aspect typiquement parabolique tandis que des coupes sub-perpendiculaires ou sub-parallèles présentent un aspect différent et conforme aux prévisions correspondant à une structure torsadée. L'allure parabolique des fibres de l'endocuticule de *Galleria* n'est donc pas due à l'existence réelle de fibres verticales et recourbées mais à une image résultant de la structure hélicoïdale et du plan de coupe.

La disposition de l'ultrastructure de l'endocuticule est pratiquement toujours régulière, la concavité des fibres étant toujours tournée dans la même direction (Pl. V - 2, p.172). Cependant, nous avons observé des modifications de cette régularité pour le dernier stade larvaire de *Galleria* (Pl. VI - 2, p.174). Il se produit dans chaque strate modifiée, deux points d'inversion des fibres paraboliques ; pour l'un, il y a opposition des fibres par leurs faces convexes et, pour l'autre, opposition par leurs faces concaves. Ces quelques couches, modifiées localement, sont encadrées par des couches normales et l'épaisseur totale de l'endocuticule, pas plus que le nombre normal de couches ne sont modifiés. On pourrait penser que de telles modifications locales sont dues à des variations de l'action cellulaire au cours du dépôt. Mais des variations de l'orientation de l'ultrastructure endocuticulaire, peuvent provenir de modifications du plan de coupe dues à la présence d'un microrelief cuticulaire.

L'endocuticule située entre les sclérites cellulaires est constitué par la seule structure fibreuse hélicoïdale et présente uniquement l'image d'une superposition de couches.

c - Modifications de l'épiderme pendant le dépôt endocuticulaire

C'est surtout pendant la période post-exuviale que l'on observe des variations au niveau des cellules épidermiques.

Le matériel finement granuleux des espaces intercellulaires du cytoplasme et de l'espace exuvial, disparaît (Pl. IV - 3, p.170). Les noyaux bien circulaires deviennent allongés et la membrane plasmique de la base de chaque cellule forme maintenant d'importants replis qui s'appuient sur la membrane basale et renferment à ce niveau une masse composée de granules très fins et denses aux électrons (Pl. VII - 1, p.176). D'autre part, la membrane basale devient plus épaisse et s'écarte de l'enveloppe du tissu adipeux sous-épidermique. Enfin, la zone cytoplasmique située sous les microvillosités n'est plus une bande homogène comme pendant la secrétion de l'épicuticule. Elle renferme des mitochondries et la base des microvillosités présente des épaississements très denses aux électrons tandis que de nombreuses vésicules apparaissent. Elles persisteront dans la partie supérieure du cytoplasme pendant tout le cycle cuticulaire, l'ensemble suggère l'existence de phénomènes de pynocytose (Pl. IV - 2, p.170 et Pl. V - 4, p.172). Ces images sont à rapprocher de celles observées par LOCKE (1969) chez Calpodes, images qui traduiraient un apport de peroxydases.

Les canalicules de l'endocuticule larvaire prennent naissance dans l'épiderme où ils constituent une petite masse pyriforme et dense aux électrons (Fig. 5 b, p. 46) semblant indiquer qu'ils représentent un prolongement cellulaire mais aussi qu'ils transportent vers la cuticule des matériaux issus de la cellule épidermique.

4° Ultrastructure et mode de formation du sclérite cellulaire

La microscopie photonique montre que l'endocuticule larvaire de *Galleria mellonella*, semble traversée par des structures perpendiculaires à la surface cuticulaire, appelées rugosités ("rugosities") par LOCKE (1961). Nous avons désigné

ces éléments par le terme de sclérite cellulaire à cause de leur colorabilité, les différenciant de l'endocuticule, de leur mode de mise en place, qui se fait cellule par cellule, et de leur liaison permanente avec le cytoplasme épidermique axial.

L'histochimie nous a montré que le pied de ces sclérites semble être constitué au moins d'une double paroi, chacune semblant posséder une nature chimique différente. Nos observations au microscope électronique confirment et précisent ces données.

- Le sommet du sclérite cellulaire

La zone cytoplasmique sous-épicuticulaire qui présente, en microscope photonique, la forme d'une calotte de tubules verticaux correspond effectivement au niveau de la mise en place du sommet du sclérite cellulaire (Pl. V - 1, p.172). L'aspect tubulaire (Fig. 5 a, p. 46) est dû à la présence de nombreuses et longues digitations cytoplasmiques parallèles entre elles et perpendiculaires à la surface cuticulaire qui disparaîtront ultérieurement. A cet instant, le cône cytoplasmique est encore peu développé en hauteur. Par contre, sa surface apicale est maximale et correspond à celle de la cellule épidermique (Fig. 5 a, p. 46) dont la surface, à ce moment, détermine la taille du futur sclérite.

Au cours de cette première phase, la cellule dépose une cuticule très particulière qui suit la dernière couche de l'épicuticule, et constitue la couche externe du sommet du sclérite. Nous l'avons appelée couche A. Son épaisseur atteint 1 à 1,5 micron (Pl. V - 1, 2, 3, p.172; Pl. VI - 1, p.174 et Fig. 5 a, b, p.46). Elle est constituée d'une granulation très serrée et très dense aux électrons qui est nettement différente de celle des pigments mélaniques. Après le dépôt de la couche A, les microvillosités plasmiques secrètent une deuxième couche (couche B) dont l'épaisseur est sensiblement égale à celle de la précédente (1 µ à 1,5 µ) (Pl. V - 3, p.172; Pl. VI - 1, p.174 et Fig. 5 b, p. 46).

Le dépôt des pigments mélaniques se fait uniquement au niveau de la couche B (Pl. V - 2, 3, p.172 et Fig. 5 b, p. 46). Sa structure est composée de microfibrilles très fines, très serrées et parallèles entre elles (Pl. VI - 1, p.174) donc toutes orientées dans la même direction contrairement à celles de la structure héli-

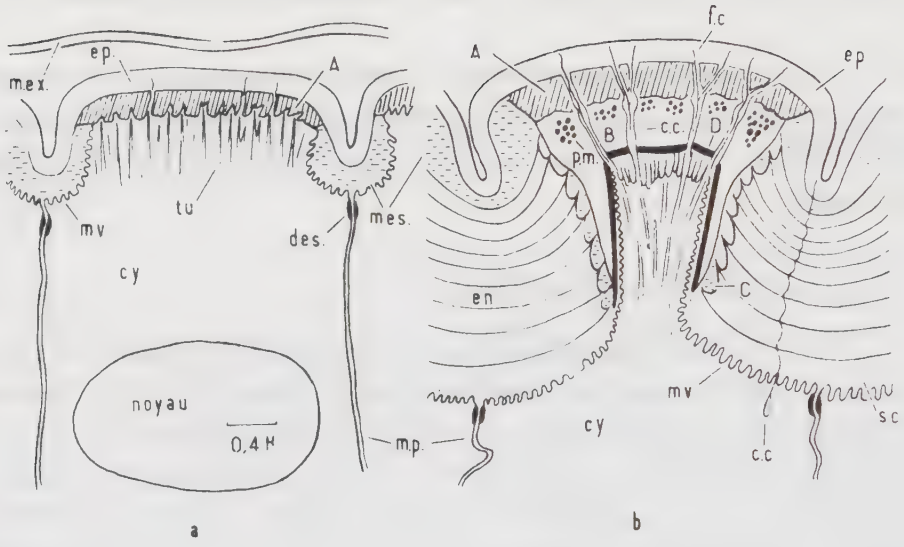


Figure 5 - Représentation schématique des ultrastructures larvaires du sclérite cellulaire.

a) avant la mue, lors du dépôt de la couche A du sommet du sclérite.

b) après la mue pendant la mise en place des divers éléments cuticulaires du pied du sclérite.

A, Sommet du sclérite (cuticule très dense)

B, Paroi interne du pied du sclérite (cuticule fibreuse unidirectionnelle)

C, Paroi externe du pied du sclérite (mésocuticule P.A.S. négative)

D, Paroi interne du pied du sclérite (sous-cuticule très dense)

cc. canal cuticulaire, **cy.** cytoplasme, **des.** desmosome, **en.** endocuticule fibreuse hélicoïdale, **ep.** épicuticule, **fc.** filament du canalicule cuticulaire, **mes.** mésocuticule **mex.** membrane exuviale, **mp.** membrane plasmique, **mv.** microvillosités, **sc.** sous-cuticule de l'endocuticule, **tu.** structure tubulaire.

coïdale classique. La limite entre les couches A et B est marquée par une ligne formant de nombreux dômes à convexité tournée vers la surface cuticulaire (Pl. VI - 1, p.174). Ces deux couches forment le sommet du sclérite cellulaire et lui donnent l'aspect d'un double disque parallèle à la surface cuticulaire.

- Le pied du sclérite cellulaire

Il est essentiellement constitué de trois parois cylindriques concentriques perpendiculaires aux couches de l'endocuticule.

1° La paroi médiane

La couche B du sommet du sclérite se prolonge seule dans le pied du sclérite et forme sa paroi médiane qui possède donc une structure fibreuse unidirectionnelle (Pl. V - 2, p.172; Pl. VI - 1, p.174 et Fig. 5 b, p. 46) mais dont les fibres sont ici dirigées perpendiculairement à la surface cuticulaire.

2° La paroi interne

Vers le cône cytoplasmique, une paroi interne double la paroi médiane du pied du sclérite. C'est une paroi mince (0,2 µ d'épaisseur) très homogène et si dense aux électrons qu'on n'y observe aucune structure (Pl. V - 2, p. 172 et Fig. 5 b, p. 46). Cette couche D est située entre les microvillosités du cône cytoplasmique et le dernier dépôt formant la couche B dont elle représente la sous-cuticule ; elle est bien différente de la sous-cuticule correspondant à l'endocuticule voisine qu'elle prolonge.

La grande densité de la structure de la couche B formée de microfibrilles toutes orientées dans le même sens peut expliquer l'extrême densité aux électrons de la couche D.

3° La paroi externe

Enfin, vers l'endocuticule périphérique, la paroi médiane est doublée par une couche cuticulaire dont la structure est de type hélicoïdal comme celle de l'endocuticule mais d'aspect différent (Pl. V - 2, p. 172 ; Fig. 5 b, p. 46). Son ultrastructure est plus lâche et moins dense aux électrons que celle de l'endocuticule. Elle

est tout à fait comparable à l'ultrastructure de la mésocuticule sous-épicuticulaire. Nous avons appelé cette zone couche C. Rappelons que les réactions histochimiques aussi bien que les colorabilités de cette couche sont également identiques à celles de la mésocuticule sous-épicuticulaire, c'est pourquoi nous pensons que cet élément du sclérite est une mésocuticule.

D'après le schéma de BOULIGAND (1965) interprétant l'endocuticule hélicoïdale, on pourrait supposer que les différences d'aspect existant entre la cuticule périphérique (endocuticule) et la cuticule axiale (couche B du sclérite) déposées par une même cellule, sont dues à des différences de coupe. Il n'en est rien car la partie supérieure de la couche B et ses régions latérales (qui sont dans deux plans perpendiculaires entre eux) présentent rigoureusement la même structure fibreuse unidirectionnelle (Pl. VI - 1, p.174).

Une même cellule semble donc pouvoir orienter ou pré-orienter le matériel secrété qui fournira secondairement deux types cuticulaires différents. Ces observations sont à rapprocher de celles de NEVILLE (1963, a et b, 1965 d, 1967 et de NEVILLE et LUKE 1969) indiquant l'existence, chez le criquet, de deux structures cuticulaires de même type mais qui alternent selon un rythme nycthéméral : une structure fibreuse hélicoïdale ("helicoïdaly oriented") est déposée la nuit et une structure fibreuse unidirectionnelle ("preferientially oriented") est secrétée pendant le jour.

Pour la couche B, à structure fibreuse unidirectionnelle, il est logique de supposer que la rotation entre les plans successifs de microfibrilles formant la structure hélicoïdale, ne se produit jamais pour le matériel déposé par le cône cytoplasmique axial. Remarquons enfin, que le dépôt des deux types de cuticule est synchrone et par conséquent que la couche B ne peut pas provenir d'une modification secondaire de l'endocuticule comme dans le cas d'une exocuticule classique.

De plus, chez *Galleria,* la présence d'une secrétion mésocuticulaire intercalée, dans l'espace, entre les deux structures extrêmes, semble indiquer que chaque cellule épidermique est également capable de secréter des matériaux différents ou du moins, dans des proportions différentes, en des zones distinctes de sa surface secrétrice, (Fig. 6 A et B, p. 50).

CONCLUSION

A) La cuticule des larves âgées de *Galleria mellonella* est caractérisée par la présence d'une épicuticule et de deux zones cuticulaires principales et différentes : d'une part, des sclérites cellulaires localisés au-dessus de l'axe de chaque cellule, et, d'autre part, une cuticule molle dépourvue d'exocuticule, qui réunit les sclérites entre eux.

1° L'épicuticule est composée de trois éléments fondamentaux :

- une cuticule déposée la première sous la forme de plages trilaminées rappelant les observations de LOCKE (1966 a) pour *Calpodes ethlius*, de RINTERKNECHT (1966) pour *Locusta migratoria* et de NOBLE-NESBITT (1967) pour *Thermobia domestica.*

- une couche dense protéinique interne, elle-même constituée de trois couches de densités différentes.

- une épicuticule externe, formée d'une couche claire et d'une couche superficielle très dense, correspondant à la couche lipidique ("lipid monolayer") décrite par LOCKE pour *Galleria* (1961) et pour *Calpodes ethlius* (1966). Cette structure a également été nommée épicuticule externe ("outer epicuticle") par FILSHIE (1970 a) pour *Calpodes ethlius* au lieu de couche lipidique car elle résiste à l'action des solvants lipidiques.

2° Les sclérites cellulaires correspondent au rugosités ("rugosities") déjà signalées par LOCKE (1961) pour *Galleria mellonella*, aux structures verticales ("vertikalstruktur") de KUHN et PIEPHO (1938) observées chez *Ephestia Kühniella* et aux structures en forme de coin ("wedge-shaped structure") signalées par KAWASE (1961) pour *Bombyx mori.*

Chez *Galleria mellonella,* ces structures sont très complexes et constituées des éléments suivants :

- une épicuticule homogène et classique qui recouvre leur surface convexe.

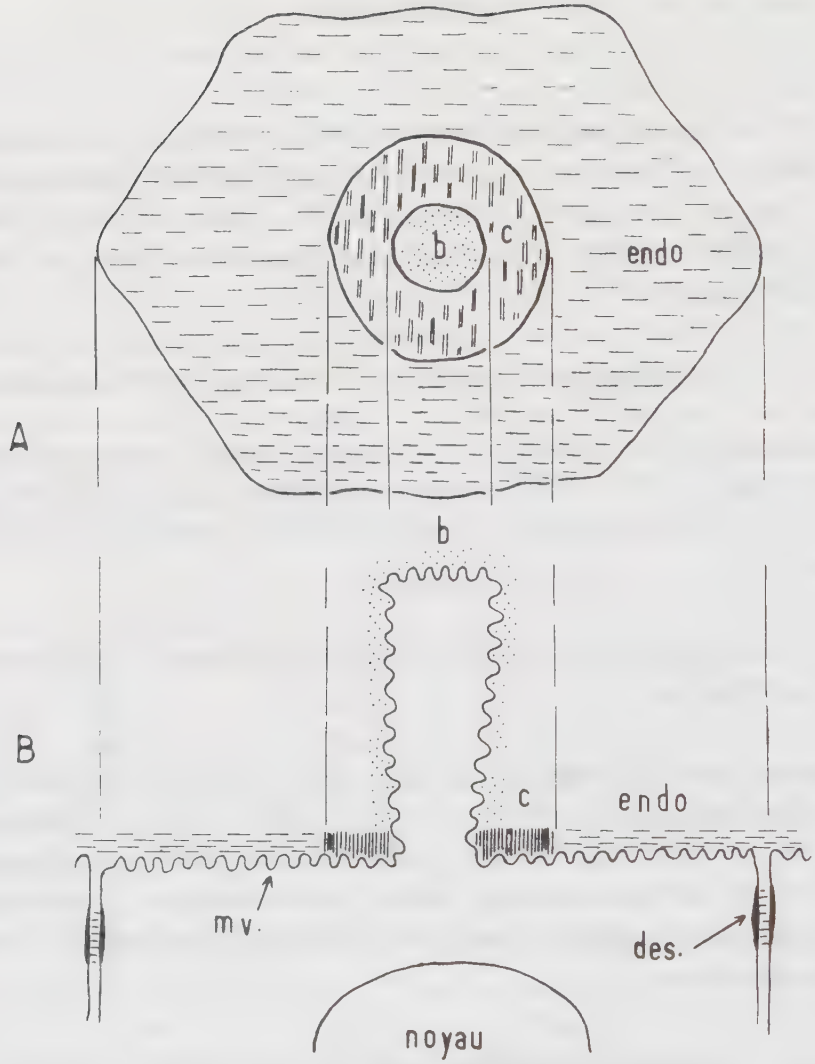


Figure 6 - Représentation de la surface d'une cellule épidermique et de ses trois zones secrétant simultanément trois matériaux différents.

A, Vue superficielle d'une cellule épidermique

B, Coupe transversale, par rapport à l'épiderme, passant par l'axe cellulaire.

b. cuticule fibreuse unidirectionnelle, **c.** enveloppe mésocuticulaire du sclérite, **des.** desmosome, **mv.** microvillosités.

- un sommet sous-épicuticulaire composé de deux parties horizontales ; une couche supérieure (couche A) à structure dense non fibreuse, une couche inférieure à structure fibreuse unidirectionnelle (couche B).

- une partie verticale subcylindrique qui entoure l'axe central creux où pénètre le cytoplasme épidermique. Ce pied est lui-même composé d'une triple paroi ; une paroi interne (couche D) dense et homogène située contre l'axe cytoplasmique et représentant une sous-cuticule particulière, une paroi médiane qui prolonge la couche B, une paroi externe mésocuticulaire (couche C) intercalée entre l'endocuticule hélicoïdale périphérique et la cuticule axiale fibreuse mais unidirectionnelle

3° La cuticule molle comprise entre les sclérites est composée de deux parties suivantes :

- la mésocuticule sous-épicuticulaire

- l'endocuticule dont les couches possèdent une ultrastructure fibreuse torsadée, donnant les images de fibres paraboliques en coupe oblique.

B) L'observation continue de la structure tégumentaire permet de situer dans le temps les principaux évènements du cycle épidermique et du cycle cuticulaire.

Période exuviale :

Les mitoses se produisent 24 heures avant l'exuviation pour l'avant-dernier stade. Le décollement épidermique, intervient immédiatement après, ainsi que l'apparition du liquide exuvial. L'épicuticule se forme aussitôt et très rapidement ainsi que les emplacements des sommets des sclérites cellulaires. Enfin, une heure avant l'exuviation, les sclérites cellulaires ainsi que les premières couches d'endocuticule ont acquis leur colorabilité définitive.

Période post-exuviale :

Après exuviation, les pigments mélaniques se déposent dans la couche B du sommet des sclérites. La prolongation de la secrétion épidermique augmente la taille des sclérites ainsi que le nombre des couches endocuticulaires. La fin du cycle épidermique est marquée par une nouvelle phase mitotique. La fin du cycle cuticulaire n'interviendra qu'à l'exuviation.

L'ENVELOPPE CUTICULAIRE DE L'EMBRYON ET LE TEGUMENT DU PREMIER STADE LARVAIRE

Les modalités de mise en place du tégument, précédemment décrites, sont valables pour tous les stades larvaires sauf le premier. La mise en place du tégument du premier stade larvaire est, d'autre part, précédée par une première activité secrétrice embryonnaire. Nous examinerons maintenant ces deux étapes spéciales.

A) L'enveloppe embryonnaire

Nous appellerons ainsi l'ensemble des cellules épidermiques responsables d'une première cuticule. Nous ne pouvons appeler cette formation "tégument embryonnaire" car elle est secrétée autour du futur embryon alors que ni la segmentation ni les appendices ne sont formés. Ce qui explique pourquoi les appendices sont seulement entourés par cette enveloppe. La phase pré-exuviale de mise en place du premier tégument larvaire se réalise, en effet, sous une double enveloppe constituée par cette cuticule embryonnaire et le chorion de l'oeuf (Pl. VIII - 1, 2, p.178), la phase post-exuviale commerçant, en fait, à l'éclosion qui coïncide avec la rupture de la cuticule embryonnaire.

L'épiderme embryonnaire est déjà typiquement constitué par une seule couche de cellules épithéliales. Les limites nucléaires sont toujours très difficiles à distinguer car les noyaux se colorent très mal et sont toujours empâtés par le colorant cytoplasmique. Cependant, les cellules embryonnaires semblent plus volumineuses que ces cellules épidermiques du premier stade larvaire qui mesurent 4 à 5 u de diamètre.

La cuticule est peu épaisse et paraît simple, sa structure apparaissant homogène et régulière (Pl. VIII - 1, 2, p.178). Elle est constituée de deux couches ; l'une externe se colore par la fuchsine acide du Mallory, l'autre, interne, reste claire (Pl. VIII - 3, p.178). L'épaisseur totale des deux couches atteint à peine 1 µ. Cet ensemble cuticulaire simple paraît correspondre à une épicuticule et à une mince endocuticule. Mais l'ultrastructure de la couche interne présente un aspect granuleux et non fibreux. Cette structure embryonnaire est caractérisée par l'absence totale de sclérites, ce qui correspond à une activité cellulaire plus simple que celle des épidermes larvaires plus âgés.

B) Le tégument du premier stade larvaire

La cuticule du premier stade larvaire est observée, d'une part lorsque l'insecte est encore dans l'oeuf, période équivalent à une période pré-exuviale et, d'autre part, dès l'éclosion.

Structures histologiques et ultrastructures

Les coupes histologiques montrent que le premier stade larvaire de *Galleria mellonella* possède une cuticule particulière présentant plusieurs différences par rapport à la cuticule de tous les autres stades larvaires. Les reliefs tégumentaires sont formés par des pointes cuticulaires très aiguës. Non seulement leur forme est nettement différente de celle des sclérites larvaires à sommet très convexe et même aplati à la fin du stade, mais encore, chaque cellule met en place 2 ou 3 pointes cuticulaires (Pl. VIII - 2, 4, p.178). Quelquefois une seule cellule correspond à une seule pointe de dimensions plus grandes. Il n'y a donc pas la même régularité de structure que chez les autres stades larvaires. L'ensemble de la cuticule est limitée par une mince épicuticule d'épaisseur inférieure à 0,5 µ et par une endocuticule également peu épaisse (Pl. VIII - 2, 4, 5, p.178).

- Les images obtenues au microscope électronique montrent que l'épicuticule possède une ultrastructure classique constituée de deux parties fondamentales , une couche externe, très dense et mince (25 à 30 Å) recouvrant une couche interne plus épaisse (400 Å environ). La couche externe correspond essentiellement à la cuticuline et la couche interne à la couche dense que nous avons décrite pour les larves âgées.

- L'endocuticule est déposée, comme chez les autres stades larvaires, au niveau des microvillosités épidermiques. Chaque couche possède également la structure fibreuse d'aspect parabolique (Pl. VIII - 5, p.178). C'est la première fois que chaque cellule épidermique produit cette structure fibreuse hélicoïdale qui sera conservée jusqu'au stade adulte, mais ici, le nombre des couches est très faible (5 à 7).

- Si les reliefs cuticulaires du premier stade ne sont pas les homologues exacts des sclérites des autres stades à cause de leur forme et parce que chaque cellule en secrète plusieurs et non un seul, leur ultrastructure, bien que plus simple, est tout

à fait comparable. En effet, chaque pointe cuticulaire est essentiellement composée de cuticule fibreuse unidirectionnelle qui constitue la couche B des sclérites larvaires que nous avons décrits, et qui prolonge l'endocuticule formée par la même cellule.

CONCLUSION

La comparaison des cuticules de l'embryon, du premier stade larvaire et des stades larvaires plus âgés montre les faits suivants :

1 - La cuticule de l'enveloppe embryonnaire est caractérisée par l'absence totale de sclérites.

2 - La structure des sclérites du premier stade se modifie dès le deuxième stade. Chaque cellule épidermique du premier stade peut former plus d'un sclérite (généralement deux) tandis que, du deuxième au dernier stade) chaque cellule n'en secrète plus qu'un seul.

3 - Une augmentation progressive de l'épaisseur de l'endocuticule, au cours des stades larvaires, est provoquée par un allongement du cycle épidermique permettant le dépôt d'un plus grand nombre de couches. Cette évolution sera contrôlée lors de l'étude quantitative du travail cellulaire réalisée sur deux stades successifs (l'avant-dernier et le dernier).

4 - L'épaississement de l'endocuticule et l'épaississement et l'allongement des sclérites cellulaires sont simultanés.

CHAPITRE II

METAMORPHOSE : FORMATION DES TEGUMENTS NYMPHAL ET IMAGINAL

LE TEGUMENT NYMPHAL

Au cours du dernier stade larvaire, de nombreuses mitoses apparaissent vers le 4ème jour et donnent naissance, à un épiderme qui formera la cuticule nymphale différente des cuticules larvaires.

Pour l'étude de la période pré-exuviale, les prélèvements débutent dès le quatrième jour du dernier stade larvaire et se poursuivent pendant les trois jours qui précèdent la mue nymphale. Pour la période post-exuviale, nous prélevons le tégument jusqu'au troisième jour après la mue, date à laquelle débute la formation du tégument imaginal.

Les cellules qui nous intéressent sont essentiellement les cellules des segments abdominaux 4 à 7. Celles-ci proviennent des cellules larvaires déjà étudiées. Tandis que ces cellules ont donné, au cours de tous les stades larvaires, un tégument d'allure homogène, même au niveau intersegmentaire, (l'épaisseur exceptée), elles fournissent, lors de la genèse du tégument nymphal, deux régions principales distinctes pour les segments abdominaux 4, 5 et 6 : l'une antérieure rigide et hétérogène, correspond à un anneau segmentaire (zone segmentaire), l'autre souple et homogène, correspond aux articulations intersegmentaires qui restent mobiles (Fig. 7, p. 57). L'étude des divers reliefs nymphaux des anneaux segmentaires sera également réalisée.

En plus des secteurs habituels, correspondant au tergite, au pleurite et au sternite, la zone segmentaire rigide et hétérogène se différencie, dans le sens longitudinal du tergite, en trois zones de surface et de structure très divers. Nous distinguerons d'avant en arrière : la zone a qui mesure 0,3 à 0,5 mm de large et possède des reliefs cuticulaires en forme de croissant dont la convexité est tournée vers la partie antérieure de la nymphe (Fig. 7, p. 57). La zone b, très étroite, mesure 0,1 mm de large et représente une crête transversale crénelée. La zone c prédominante,

atteint 1 mm de large et possède deux types de reliefs ; d'une part, de nombreux petits tubercules et, d'autre part, une crête longitudinale médiane correspondant à une ligne ecdysiale, non fonctionnelle à ce niveau de l'abdomen.

La zone intersegmentaire d, souple et mobile, qui prolonge la zone segmentaire c, est identique pour le tergite, le pleurite et le sternite. Elle possède un relief simple représenté par des polygones (en vue superficielle) réguliers, de cuticule tannée qui correspondent aux limites cellulaires.

Pour comparer les différences de relief cuticulaire existant entre les deux régions segmentaire et intersegmentaire, nous les étudierons simultanément, au cours des deux périodes pré-exuviale, et post-exuviale.

A) Période pré-exuviale

1° L'épiderme

Dans la future zone intersegmentaire, les cellules épidermiques sont larges et très régulièrement disposées. Leurs noyaux, très gros (7 µ), occupent toute la largeur du cytoplasme (Pl. IX - 3, p.180) et sont rigoureusement alignés, soulignant ainsi, comme chez la larve, la structure unistratifiée de l'épiderme nymphal intersegmentaire .

Les cellules épidermiques qui formeront la cuticule segmentaire sont beaucoup plus étroites et plus nombreuses. Elles sont presque cylindriques et possèdent un cytoplasme renflé, dans la région contenant le noyau. Ceux-ci, répartis à des niveaux différents pour chaque cellule, sont beaucoup moins régulièrement alignés (Pl. IX - 1, 2, p.180) et donnent un aspect d'épithélium pseudostratifié s'opposant à celui de l'épiderme intersegmentaire. (1)

(1) Notons que l'épiderme du prothorax possède, dans la région de la ligne ecdysiale (fonctionnelle à ce niveau), un groupe de cellules très particulières qui sont typiquement nymphales car elles n'existent pas sur le prothorax larvaire.

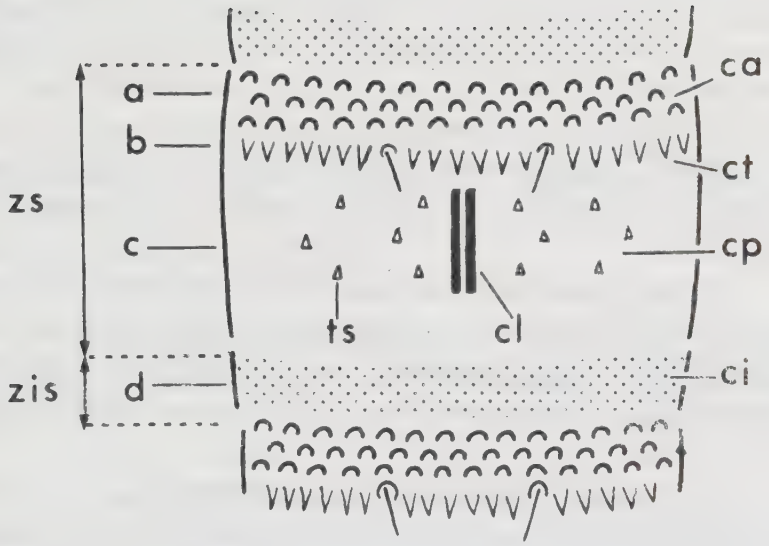


Figure 7 - Représentation schématique des reliefs et des principales régions d'un segment nymphal mobile, (segment abdominal 5).

a, b, c, d, zones cuticulaires successives du segment.

ca. cuticule segmentaire antérieure, **ci.** cuticule intersegmentaire, **cl.** crête longitudinale médiane, **cp.** cuticule segmentaire postérieure, **ct.** crête transversale, **ts.** tubercule segmentaire, **zs.** zone segmentaire, **zis.** zone intersegmentaire.

2° Epicuticule et exocuticule

Les cellules augmentent de hauteur tandis qu'à leur sommet, s'accumulent une épicuticule identique à celle de la larve, puis des masses de secrétions représentées par un matériel homogène ou par des granulations très fines et peu colorables (Pl. IX - 1, 2, p.180). Ces matériaux correspondent à l'exocuticule dont les propriétés définitives (notamment colorabilité et dureté) ne sont pas encore acquises. En-dessous, un matériel très granuleux coloré en rouge par le fuchsine acide du Mallory représente le sommet du cytoplasme (Pl. IX - 2, p. 180). Les masses de matériel correspondant à l'exocuticule se colorent temporairement par le bleu de méthyle ou par le bleu de toluidine comme l'endocuticule alors que les sclérites cellulaires larvaires ne présentent jamais cette coloration. D'autre part, ces matériaux pré-exocuticulaires ne présentent pas la structure tubulaire verticale observée à cette période, chez la larve.

Dans les zones intersegmentaires, les masses de matériel correspondant à l'exocuticule semblent réparties en plots cellulaires indépendants comme les sclérites larvaires. Dans les zones segmentaires, par contre, les volumes de secrétion, sont, comme les cellules, beaucoup plus étroits et plus hauts que pour l'intersegment.

Les images histologiques et ultrastructurales (Pl. IX - 2, p. 180 et Pl. XI - 4, p.184) montrent que pendant les 24 à 36 heures de secrétion qui précèdent la mue, les cellules épidermiques déposent seulement l'épicuticule et le matériel qui sera tanné après la mue, c'est-à-dire l'exocuticule. Nous constatons que cette exocuticule nymphale est constituée de couches très fines (0,1 µ) et nombreuses (50 couches environ), toutes identiques (Pl. XI - 4, p.184). Chacune de ces couches possède la même ultrastructure fibreuse hélicoïdale que celle de l'endocuticule. Ceci explique que la future exocuticule nymphale se colore par les mêmes colorants que l'endocuticule pendant la période pré-exuviale qui précède le tannage. Enfin, comme chez la larve, on n'observe pas la sous-cuticule pendant la période pré-exuviale.

B) Période post-exuviale

1° Tannage de l'exocuticule

Le durcissement débute dans les deux zones, segmentaire et intersegmentaire, aussitôt après la mue et dure environ 36 heures. L'exocuticule n'est plus

colorable par le bleu de méthyle mais par la fuchsine acide et seulement pendant une courte période. Les sclérites exocuticulaires segmentaires et intersegmentaires se différencient alors totalement des sclérites larvaires (Pl. IX - 4, 5, p.180). Ils sont pleins et ne se prolongent pas jusqu'au niveau des couches profondes de l'endocuticule. D'autre part, ils ne sont pas reliés aux cellules épidermiques par un cône cytoplasmique. Le microscope électronique montre, enfin, que les nombreuses couches de l'exocuticule restent visibles après le tannage mais que leur structure fibreuse torsadée est moins nette comme si elle avait été empâtée par l'apport d'une substance supplémentaire (Pl. XI - 5, p.184).

Dans les zones intersegmentaires, les sclérites ont la forme de deux pyramides accolées par leur base ; l'une supérieure basse, l'autre inférieure haute (Pl. IX - 6, p.180). Cette forme s'accorde avec la possibilité des mouvements abdominaux malgré le durcissement de la cuticule.

Dans les zones segmentaires, ils sont typiquement prismatiques. Ils sont étroitement jointifs et assurent, ainsi, la grande rigidité du tégument segmentaire nymphal (Pl. IX - 4, p.180) en constituant un pavage rigide très régulier.

Au niveau des différents reliefs cuticulaires de la zone segmentaire (croissants de la région a, crête transversale ou région b, tubercules de la région c), les sclérites, comme les cellules épidermiques correspondantes, sont plus nombreux, plus étroits et plus hauts, réalisant ainsi une couche exocuticulaire plus épaisse. Cette disposition se retrouve pour les reliefs spéciaux ; par exemple, celui de la ligne ecdysiale, formé de deux parties symétriques gauche et droite, est constitué d'un très grand nombre de sclérites très étroits et très hauts.

D'autre part, contrairement à la régularité observée pour l'intersegment, nous constatons que le nombre de couches peut varier. Il est voisin de 40 à 50 dans les zones dépourvues de relief mais il peut dépasser 100 pour les zones de fort relief. (1)

(1) Notons que l'épaisseur de chaque couche n'est pas rigoureusement constante ; dans le cas particulier des cellules marginales des segments non mobiles, 4 à 5 couches seulement peuvent représenter l'épaisseur de secrétion des 40 à 50 couches précédentes.

2° Dépôt de la mésocuticule

Aux modifications post-exuviales des matériaux exocuticulaires secrétés avant la mue, s'ajoute dans les deux régions segmentaire et intersegmentaire, un dépôt cuticulaire qui comprend deux zones : une première zone mince (3 µ), déposée au moment précis de l'exuviation, qui se colore par la fuchsine acide et correspond à une mésocuticule et la seconde, beaucoup plus épaisse (30 µ) qui se colore définitivement par le bleu de méthyle et correspond à l'endocuticule.

Le microscope électronique montre que la mésocuticule est formée de 4 à 5 couches cuticulaires à structure fibreuse hélicoïdale mais à texture lâche et riche en canalicules (Pl. IX - 6, p.180). Dans les régions segmentaires, ces couches forment une bande d'épaisseur régulière intercalée entre l'exocuticule et l'endocuticule. Par contre, dans les zones intersegmentaires les premières couches de mésocuticule sont pénétrées par la base pointue des sclérites exocuticulaires, ce qui entraîne la présence d'une bande mésocuticulaire d'épaisseur apparemment irrégulière en coupe transversale (Pl. IX - 5, p.180).

3° Dépôt de l'endocuticule

Sous la mésocuticule, l'épaisse endocuticule (30 µ) est formée de 30 à 50 couches régulières et typiquement constituées de fibres paraboliques homogènes, tout à fait identiques à celles observées chez la larve (Pl. X - 1, 4, p.182 et Pl. XI - 3, 5, p.184). Ce dépôt endocuticulaire, strictement post-exuvial, dure environ 48 à 60 heures. Comme chez la larve, la sous-cuticule devient visible dès le début de cette période post-exuviale. Contrairement à ce que nous avons observé chez la larve, nous constatons que ces couches d'endocuticule deviennent de plus en plus minces du début à la fin du dépôt endocuticulaire (0,6 à 0,1 micron). La sous-cuticule qui est, au contraire, de plus en plus épaisse, correspond à plusieurs strates et traduit un ralentissement de l'acquisition de la structure fibreuse définitive (Pl. X - 4, p.182).

CONCLUSION

Avant la mue, les cellules épidermiques nymphales déposent l'épicuticule définitive et les matériaux qui formeront l'exocuticule.

Les sclérites exocuticulaires nymphaux sont très différents des sclérites larvaires puisqu'ils ne sont pas reliés à la cellule correspondante et qu'ils ne traversent pas l'endocuticule déposée après la mue. Ils correspondent à une modification secondaire des couches cuticulaires pré-exuviales qui possèdent la même ultrastructure que l'endocuticule.

Aux deux régions intersegmentaire et segmentaire du tégument nymphal, correspondent deux formes de sclérites exocuticulaires. Dans la zone intersegmentaire (cuticule dure mais souple), les sclérites d'exocuticule présentent une convergence de forme avec celle des sclérites larvaires. Dans la zone segmentaire (cuticule dure et rigide), les sclérites d'exocuticule sont prismatiques et étroitement juxtaposés.

Les aspects variés de la cuticule nymphale semblent résulter avant tout de différences quantitatives dans la production des matériaux déposés avant la mue et qui constitueront les sclérites des divers reliefs. Ces différences quantitatives ne proviennent pas d'une modification de la mise en place des secrétions par les cellules épidermiques, mais de l'inégalité des surfaces occupées par chacune des cellules, lors de la disposition des matériaux ainsi que de modifications apportées par le tannage. Au niveau des crêtes et des tubercules, l'augmentation d'épaisseur de l'exocuticule correspond à une "surpopulation" cellulaire. Ces observations laissent présager une action prépondérante de la densité des cellules épidermiques sur l'aspect et l'évolution de la cuticule nymphale, au moins dans la zone segmentaire, action que nous retrouverons au cours de l'étude expérimentale de la morphogenèse tégumentaire.

Après la mue, les cellules secrètent quelques couches mésocuticulaires à ultrastructure fibreuse lâche à canalicules nombreux, puis des couches d'endocuticule dont le dépôt est strictement post-exuvial. La sous-cuticule nymphale est seulement visible lors de la période post-exuviale. Comme celle de la larve,

elle représente une structure transitoire du dépôt cuticulaire. La croissance de la cuticule nymphale est beaucoup moins complexe que celle de la cuticule larvaire, car la secrétion endocuticulaire post-exuviale provoque seulement une croissance en épaisseur en rapport avec l'absence d'étirement ou de déplissement du tégument après la mue.

LE TEGUMENT IMAGINAL

Bien que les écailles existent chez des insectes très divers, ce sont surtout celles des Lépidoptères qui ont retenu l'attention des auteurs, citons notamment les études morphologiques et ultrastructurales d'ANDERSON et RICHARDS (1942) pour *Morpho cypris*, de PICKEN (1949) et plus récemment de PAWELETZ et SCHLOTE (1964) pour *Ephestia kühniella*. Il nous semble intéressant de relier ces données à ce que nous connaissons des téguments larvaires et nymphaux (R. BARBIER, 1964, 1965, 1969), en suivant, chez *Galleria,* la genèse des écailles et celle de la cuticule imaginale.

Comme chez les larves et chez la nymphe, la mise en place du tégument imaginal se réalise au cours d'une période pré-exuviale qui occupe la seconde moitié de la vie nymphale. Par contre, le cycle secrétoire est terminé dès la mue La phase pré-exuviale qui est seule présente ici, a été étudiée par des prélèvements réguliers réalisés à partir de la 72ème heure de la vie nymphale, début de la genèse des écailles.

Nous avons vu qu'un tégument nymphal hétérogène succédait au tégument larvaire homogène. L'étude de la cuticule du papillon montrera que les cellules épidermiques nymphales ont formé des cellules imaginales dont les potentialités se différencient encore et deviennent très spécialisées. L'opposition des structures adultes et des structures nymphales ou larvaires paraît d'autant plus forte que cette fin de l'évolution des cellules épidermiques correspond à une vie imaginale particulièrement brève chez *Galleria.*

Nous exposerons d'abord la structure et les processus de mise en place du tégument au niveau des zones segmentaires pour les tergites (les sternites sont identiques) et pour les pleurites. Ensuite, nous présenterons la structure des zones intersegmentaires légèrement différente pour les tergites et les sternites.

A) Structure, ultrastructure et mise en place des écailles et de la cuticule segmentaire des tergites

1° L'épiderme imaginal et ses trois types cellulaires

Lorsque la cuticule nymphale se sépare de l'épiderme, celui-ci présente de très nombreuses mitoses. Il en résultera une apparence pluristratifiée très différente de tous les aspects précédents. Certaines cellules vont dégénérer, les autres persisteront en gardant leur taille initiale ou, au contraire, en augmentant de volume. En fait, trois types cellulaires ayant des dimensions, des fonctions et des périodes d'activité différentes, se mettent en place. Ces trois types de cellules occupent des positions distinctes et précises. L'ensemble de la différenciation de ces cellules et l'essentiel de leur travail se réalise en quelques heures au voisinage de la 72ème heure de la vie nymphale.

1 - De grosses cellules (10 à 15 µ de diamètre), qui occupent toute la hauteur de l'épithélium (Pl. XII - 1, 2, p.186), formeront des écailles. Elles sont séparées, dans la partie inférieure de l'épithélium, par des espaces longitudinaux très larges (15 à 25 µ de largeur), bien repérables en coupe transversale par rapport à l'axe de l'animal (Pl. XII - 2, p.186). La disposition différente (cellules très serrées) offerte par les mêmes cellules vues en coupe longitudinale sagittale (Pl. XII - 1, p.186) indique qu'elles sont disposées en rangées longitudinales et équidistantes.

2 - Des cellules plus petites (4 à 5 µ de diamètre), situées dans les rangées de cellules à écailles, avec lesquelles elles alternent, occupent le sommet de l'épiderme. Elles vont former les cupules d'insertion des écailles. Chaque cellule formatrice d'une cupule est postérieure à la cellule de l'écaille correspondante et partiellement recouverte par le sommet de cette dernière qui est inclinée à 45° vers l'arrière de l'animal (Pl. XII - 1, p.186).

3 - Enfin, des cellules strictement tégumentaires, de taille encore plus réduite que les précédentes (3 à 4 µ) garnissent le sommet des intervalles délimités par les rangées de cellules à écaille (Pl. XII - 2, p.186). Elles déposeront la cuticule imaginale.

Au moment où les trois types cellulaires de l'épiderme imaginal sont différenciés (nymphe de 72 heures) et jusqu'à la fin de la mise en place

des écailles, il existe un abondant liquide exuvial montrant de très fines granulations (Pl. XIV - 1, 3, p.190 et Pl. XV - 1, 2, 3, 4, p.192) de petits granules très denses aux électrons (Pl. XV - 3, p.192) et surtout d'énormes sphérules lipidiques pouvant atteindre 100 µ de diamètre. Ces dernières sépareront les écailles des dernières couches de l'endocuticule nymphale, (Pl. XIV - 1, p.190). L'ultrastructure granuleuse du liquide exuvial fait supposer que les fines lamelles observées en histologie correspondent à un artefact (Pl. XII - 1, 2, p.186).

2° La mise en place des écailles

Sous la membrane basale, on observe des hémocytes chargés de petits globules lipidiques (0,5 à 1 µ de diamètre), bien reconnaissables après fixation osmiée. D'autre part, des granules protéiques (30 à 50 µ de diamètre) également issus du tissu adipeux, sont visibles au contact de la membrane basale épidermique (Pl. XIV - 2, p.190). Ces granules, à ultrastructure paracristalline, sont encore entourés par les particules de glycogène qui les encadraient dans le tissu adipeux. Enfin le cytoplasme des cellules à écaille renferme des globules lipidiques identiques à ceux observés dans les hémocytes.

Les cellules à écailles sont les premières cellules actives de l'épiderme et elles augmentent de volume aussitôt après la phase mitotique. Cette activité se poursuivra par la formation d'un long prolongement cytoplasmique qui croît dans l'espace exuvial. Il est d'abord épais (Pl. XII - 1, p.186) puis il s'aplatira et s'élargira (Pl. XII - 2, 3, p.186). Au début, il est seulement enveloppé par la membrane plasmique. Ensuite, des plages de cuticuline de la future épicuticule apparaissent au-dessus de la membrane plasmique. Elles formeront finalement une enveloppe continue possédant la structure trilaminée classique (Pl. XII - 3, p.186 et Pl. XV - 2, 3, 4, p.192). Le prolongement cytoplasmique émet, sur sa face dorsale, des ponts et des replis qui vont préformer l'architecture future de l'écaille (Pl. XV - 3, p.192).

A ce moment, le prolongement cellulaire renferme encore les éléments d'un cytoplasme classique : lamelles ergastoplasmiques, ribosomes libres, mitochondries, microtubules longitudinaux, et, de plus, des paquets de fibres longi-

tudinales parallèles à la surface de l'écaille (Pl. XV - 1, 2, 3, p.192) qui apparaissent juste sous la membrane plasmique. Très rapidement, toute trace cytoplasmique disparaissant (Pl. XII - 3, p.186), l'écaille amincie et élargie devient une structure cuticulaire rigide. Ainsi aplaties, les écailles superposées occupent, dans l'espace exuvial, une épaisseur bien plus faible qu'au moment de leur formation, ce qui laisse un espace libre relativement grand entre le papillon et la cuticule nymphale dont l'épaisseur contrairement à ce qui se passe pour toutes les cuticules larvaires ne diminue pas.

La cellule formatrice de la cupule de l'écaille, située juste derrière le manchon cytoplasmique préformant l'écaille, secrète un anneau cuticulaire complexe où le pédoncule de l'écaille restera inséré (Pl. XII - 1, 3, 4, p.186 et Pl. XIII - 2, 3, 4, p.188). La mise en place de la cupule est synchrone de celle de l'écaille.

3° La mise en place de la cuticule imaginale au niveau des tergites

Dès que la croissance des manchons cytoplasmiques est achevée, les cellules tégumentaires augmentent de taille, et occupent l'espace libéré par la régression des cellules à écailles. Lorsque la cuticuline est déposée sur les futures écailles, la mise en place de la cuticule générale, n'est pas encore commencée, les cellules strictement tégumentaires étant encore recouvertes uniquement par leur membrane plasmique qui forme des microvillosités classiques (Pl. XIV - 3, p.190). L'épicuticule générale ne sera formée qu'au moment où les cellules à écailles auront partiellement dégénéré, les écailles étant presque achevées (Pl. XII - 3, p.186). Les cellules tégumentaires secrètent, ensuite, plusieurs couches à ultrastructure fibreuse et d'aspect parabolique classique. Les premières couches (14 à 15) minces et serrées, seront tannées et donneront une exocuticule rigide, tandis que les suivantes, plus épaisses, formeront l'endocuticule de l'adulte à structure fibreuse hélicoïdale, l'ensemble étant traversé par de larges canalicules (Pl. XIV - 4, p.190).

4° Structure de la cuticule des sternites

Au niveau des sternites, nous n'avons pas observé de différences importantes ni pour le mode de dépôt ni pour la structure générale du tégument si ce n'est la présence habituelle des oenocytes qui sont en dehors de la lame basale épidermique et non en dedans comme chez la larve où nous les avons vues se différencier à partir des cellules épidermiques (Pl. II - 6, p.166).

5° Structure de la cuticule des pleurites

La mise en place des écailles et de l'épicuticule générale se fait de la même façon que pour les tergites et les sternites. Mais deux faits importants distinguent la cuticule des pleurites de celle des autres régions segmentaires :

a - Les couches sous-épicuticulaires ne sont pas tannées. Elles restent molles et souples et représentent donc uniquement de l'endocuticule (Pl. XIII - 1, 2, 3, p.188). Le passage des zones exocuticulaires rigides des tergites et des sternites aux régions souples et mobiles des pleurites se fait très brutalement (Pl. XIII - 1, p.188).

b - Certaines cellules épidermiques se différencient très rapidement pour former des fibres musculaires striées parallèles à l'épiderme des pleurites et perpendiculaires à l'axe longitudinal de l'insecte. Leurs extrémités sont fixées sur les bords des tergites et des sternites sclérifiés. Ces fibres musculaires permettent le rapprochement des sternites et des tergites grâce à l'absence d'exocuticule au niveau des pleurites (Pl. XIII - 2, 3, p.188).

B) Structure et mise en place de la cuticule intersegmentaire

1° La membrane intersegmentaire des sternites

La structure de la membrane intersegmentaire des sternites représente le cas le plus simple chez l'adulte, de plus, elle est uniforme sur l'ensemble du pli. L'épiderme est uniquement formé de cellules banales et la cuticule seulement composée d'une épicuticule et d'une endocuticule peu épaisse. Comme chez la nymphe, le passage de la zone segmentaire à la zone intersegmentaire se fait très brusquement.

2° La membrane intersegmentaire des tergites

La membrane intersegmentaire des tergites n'est pas uniforme comme celle des sternites. Elle comprend deux parties distinctes : une région antérieure identique à la structure du pli sternal et une région postérieure possédant un grand nombre de petites pointes ou sclérites cuticulaires. Elles sont préformées par des dents cytoplasmiques visibles avant la mue (Pl. XII - 5, p.186), et reposent sur une endocuticule très mince (Pl. XIII - 5, p.188).

DISCUSSION - CONCLUSION

- Aux épidermes larvaire et nymphal de *Galleria mellonella* formés d'un seul type cellulaire, succède un épiderme imaginal constitué, d'au moins trois types de cellules très spécialisées. Les deux principaux (cellules formatrices des écailles et cellules qui déposent la cuticule générale) possèdent des cycles secrétoires indépendants et décalés dans le temps mais parfaitement coordonnés. L'indépendance de ces deux types cellulaires rend évidente la différence de leur degré de spécialisation et corrobore les conclusions de KRISHNAKUMARAN et SCHNEIDERMAN (1964) selon lesquelles, la variation de structure entre la larve, la nymphe et l'adulte ne résulte pas des seules variations du taux des hormones en présence (un abdomen imaginal de Lépidoptère, implanté dans une nymphe, mue à nouveau mais produit rarement des écailles).

- L'orientation et la morphogenèse des écailles sont assurées par l'importante croissance cytoplasmique de la cellule formatrice. LEES et PICKEN (1945) observent un processus comparable pour les sensilles de *Drosophila melanogaster.* KRUMINS (1952) signale pour les sensilles larvaires de *Galleria* une croissance cytoplasmique analogue que nous avons également observée (Pl. VI - 3, p.174).

- La cuticule de l'écaille apparaît particulière car elle se dépose non seulement à la surface du cytoplasme mais aussi à l'intérieur de la cellule. En effet, les paquets filamenteux longitudinaux apparaissent sous la membrane plasmique. Ces derniers rappellent "la cuticule fibreuse" intracellulaire observée par LOCKE (1966, 1969 b), pour les sensilles de *Calpodes ethlius*. Nous avons également retrouvé une structure intracellulaire identique, pour les sensilles larvaires de *Galleria* (Pl. VI - 3, p.174). Ces diverses observations sont en accord avec les résultats de PICKEN (1949) et avec ceux de PAWELETZ et SCHLOTE (1964) signalés pour les écailles d'*Ephestia Kühniella.*

- La présence, au contact de la basale épidermique, de granules protéiques à ultrastructure paracristalline et provenant du tissu adipeux, (tout à fait analogues aux granules de même origine, décrits par LOCKE (1969 a) pour *Calpodes ethlius* et qui représenteraient un apport de peroxydases) doit être rapprochée de la nécessité d'un tannage intense et rapide de l'ensemble des écailles.

- Enfin, l'existence de globules lipidiques dans les hémocytes sous-épidermiques et dans les cellules à écaille ainsi que la présence de sphères également lipidiques dans le liquide exuvial semblent indiquer un passage important de ces réserves du tissu adipeux vers l'espace exuvial. En plus d'un éventuel rôle énergétique, ces masses lipidiques pourraient intervenir dans le mécanisme de la mue imaginale car elles séparent les jeunes écailles de la vieille endocuticule nymphale qui conserve toute son épaisseur.

- Certaines des cellules épidermiques strictement tégumentaires forment un tégument classique complet avec une exocuticule sclérifiée, certaines autres déposent une cuticule souple (pleurites), d'autres enfin, secrétant une cuticule simple et peu épaisse au niveau des zones intersegmentaires, mais différentes encore, pour les tergites et pour les sternites. Par ailleurs, nous avons vu des cellules épidermiques, proches de la membrane basale, se différencier en fibres musculaires striées assurant la mobilité des pleurites.

L'étude expérimentale montrera que ces diverses différenciations des cellules tégumentaires sont prédéterminées.

CHAPITRE III

STRUCTURE ET PERIODE D'ACTIVITE DES CANALICULES ("PORE-CANALS") LARVAIRES ET NYMPHAUX AU COURS DU CYCLE CUTICULAIRE

Nous avons réalisé un travail beaucoup plus méthodique pour l'étude des canalicules de la larve et de la nymphe que pour ceux du papillon car le tégument imaginal apparaît beaucoup moins intéressant. En effet, la cuticule imaginale est plus mince que celles de la larve et de la nymphe. Sa mise en place est plus tardive (postérieure à la formation des écailles) et la vie très brève du papillon ne laisse qu'une très courte période d'intervention.

Comme nous l'avons signalé, le tégument nymphal de *Galleria* ne présente aucun déplissement ou étirement post-exuvial, le volume de la nymphe restant constant et même légèrement inférieur à celui de la larve. La cuticule nymphale ayant des caractéristiques plus simples que celle de la larve, elle offre des conditions plus favorables à l'étude et à la compréhension des canalicules. D'autre part, le tégument nymphal présente l'avantage de subir un tannage important qui s'étend sur toute la surface cuticulaire, aussi bien segmentaire qu'intersegmentaire. C'est pourquoi nous exposerons d'abord les résultats obtenus pour les canalicules nymphaux et nous terminerons par les observations faites pour ceux du tégument larvaire.

A) Les canalicules du tégument nymphal

Pour préciser la structure des canalicules et vérifier si leur fonctionnement est synchrone des mécanismes de tannage, nous avons mené parallèlement l'analyse histologique et l'observation des ultrastructures, pendant toute la période intéressant le tégument nymphal (de 24 heures avant à 72 heures après l'exuviation). L'observation histologique des coupes fines (1 µ), après coloration par le bleu de toluidine, apporte les principaux résultats.

1° L'épicuticule

Au niveau de l'épicuticule, le microscope électronique permet d'observer de fins filaments (40 Å) très denses aux électrons et difficiles à distinguer dans la couche profonde de l'épicuticule qui est également très dense. Ces filaments semblent correspondre aux "Wax canal filaments" de LOCKE (1961) et seraient en rapport avec la mise en place de certains éléments épicuticulaires.

2° L'exocuticule

a - Pendant la période pré-exuviale, l'exocuticule se colore en bleu par le bleu de toluidine ainsi que les canalicules, ce qui empêche de les distinguer nettement.

b - Pendant les premières heures post-exuviales (et jusqu'à la 24ème heure après la mue) l'exocuticule devient complètement incolore. Par contre ses canalicules restent colorés par le bleu de toluidine pendant au moins 15 heures, ce qui rend leur trajet bien observable (Pl. XI 1, p.184). Ce trajet est sub-vertical, c'est-à-dire perpendiculaire à la surface cuticulaire, ils sont nombreux et serrés et présentent une coupe circulaire et un diamètre apparemment constant. Le microscope électronique montre en effet, qu'ils ont une forme de tube peu aplati (Pl. X - 2, p.182 et Pl. XI - 4, p.184) contenant chacun, au moins pour le sommet de l'exocuticule, plusieurs filaments correspondant aux prolongements des filaments épicuticulaires regroupés.

c - Fin de la période post-exuviale. Dans l'exocuticule, toujours incolore, les canalicules ont maintenant perdu leur colorabilité d'abord dans la partie supérieure, puis ensuite sur toute la hauteur exocuticulaire ; ils semblent disparaître de l'exocuticule âgée de 72 heures (Pl. XI - 2, p.184). Ceci correspond probablement à l'action du tannage qui aura modifié la nature chimique du contenu des canalicules devenus incolorables. Leur ultrastructure montre qu'ils existent toujours mais ils semblent rétrécis, et comme obturés (Pl. XI - 5, p.184). Cette modification peu importante peut tout de même expliquer leur perte de colorabilité et surtout témoigner de la fin de leur fonctionnement.

3° L'endocuticule

a - Premières heures post-exuviales (12 à 24 heures). Tandis que l'exocuticule et ses canalicules deviennent successivement incolores, ceux des couches endocuticulaires nouvellement déposées sont insuffisamment colorés pour que l'on puisse bien reconnaître leur forme et leur trajet.

b - Fin de la période post-exuviale. Dès 48 heures après la mue, moment où toute l'endocuticule est déposée, les canalicules deviennent très colorables par le bleu de toluidine et surtout plus intensément colorés que les couches endocuticulaires (Pl. XI - 2, p.184). On constate alors qu'ils sont plus gros (600 Å d'épaisseur environ) mais moins nombreux que ceux de l'exocuticule et surtout qu'ils possèdent des expansions latérales au niveau des couches d'endocuticule. Cet aspect rappelle celui fourni par NEVILLE (1969) pour la galea d'*Apis mellifera*. On observe en outre, que leur largeur augmente vers la base de la cuticule tandis qu'ils se regroupent et deviennent moins nombreux (Pl. XI - 2, p.184). D'autre part, leur trajet est sinueux et ils ne sont jamais rigoureusement perpendiculaires aux couches cuticulaires (Pl. XI - 2, p. 184). Enfin, notons qu'ils sont suffisamment nombreux pour être quelquefois tangents entre eux. Toutes ces observations montrent que contrairement à ce que nous avons signalé pour l'exocuticule, les canalicules de l'endocuticule semblent atteindre leur fonctionnement maximal à la fin du dépôt endocuticulaire. De plus, elles permettent la compréhension des images obtenues par le microscope électronique dans des plans de coupe orientés différemment par rapport à la surface cuticulaire : des coupes sub-verticales donnent des sections en forme d'étoiles à quatre branches (Pl. X - 2, p.182), tandis que des coupes obliques donnent des sections en forme de croissants occupant la largeur de chaque couche (Pl. X - 1, p.182). Ces variations de la forme des sections suggèrent que chaque canalicule correspond à un tube aplati (à section droite elliptique) tordu sur lui-même de 180° au niveau de chaque couche cuticulaire. De plus, la position des sections par rapport aux couches cuticulaires indique que le pas de la torsion est égal à l'épaisseur de la couche traversée et voisin de la largeur du canalicule. Les canalicules endocuticulaires semblent renfermer un seul gros filament axial ; le reste de leur cavité est rempli par une substance granuleuse comparable à celle de la sous-cuticule (Pl. X - 1, p.182). Nous étudierons comment se fait, à ce niveau, la continuité des canalicules entre l'endocuticule et l'épiderme mais nous vérifierons d'abord leur continuité entre l'exocuticule et l'endocuticule.

4° La mésocuticule

Rappelons que cette zone est déposée au moment de la mue et qu'elle est seule, susceptible de subir de faibles remaniements mécaniques. Les coupes fines colorées par le bleu de toluidine présentent une mésocuticule si intensément colorée qu'on ne peut observer les canalicules (Pl. XI - 2, p.184). Par contre, le microscope électronique montre qu'ils sont très volumineux et apparemment ramifiés et anastomosés (Pl. IX - 6, p.180). Ils semblent correspondre au regroupement des canaux exocuticulaires, ce qui pourrait expliquer à la fois la continuité générale et le plus grand diamètre observé dans l'endocuticule.

5° La sous-cuticule ou couche de Schmidt

Les canalicules ne semblent pas traverser la sous-cuticule car leur filament axial est seul généralement visible et on n'observe jamais les sections en forme de croissant (Pl. X - 1, 4 , p.182 et Pl. XI - 4, p.184). Ce fait confirme nos observations suggérant que la sous-cuticule représente, aussi bien chez la larve que chez l'adulte, un dépôt à structure provisoire ne possédant pas encore les fibres cuticulaires définitives. D'autre part, ceci confirme aussi que la torsion de 180° des canalicules est en rapport direct avec la structure définitive de la cuticule traversée.

Les canalicules de la nymphe comme ceux de l'adulte et de la larve, prennent naissance dans l'épiderme, en constituant, juste sous le niveau des microvillosités, une petite masse pyriforme, très dense aux électrons (Fig. 5, p. 46).

B) Les canalicules du tégument larvaire

Dans la mésocuticule et dans l'endocuticule de la larve, les canalicules possèdent la même forme que celle observée dans les cuticules à structure hélicoïdale de la nymphe, c'est-à-dire une forme de cylindre aplati et tordu. Par contre, lorsqu'ils traversent la structure fibreuse unidirectionnelle du sclérite cellulaire (couche B), ils possèdent toujours une forme droite non tordue (Pl. V - 2, 3, p.172). D'autre part, dans la zone qui sépare les couches A et B du sommet du sclérite, les canalicules présentent des élargissements semblables à des réservoirs d'où ils se ramifient dans la couche A. L'allure rectiligne des canalicules permet d'observer plus facilement la présence de plusieurs filaments qui pénètrent seuls dans la couche profonde et dense de l'épicuticule.

CONCLUSION

Les différences dans la position, la taille et l'abondance des canalicules de chacune des parties de la cuticule nous paraissent traduire leurs rôles dans l'établissement des diverses structures. La présence, dans les canalicules endocuticulaires, d'un matériel identique à la sous-cuticule où seuls les filaments sont visibles suggère que ces derniers interviennent dans l'acquisition de la structure fibreuse définitive. Ils représentent les prolongements cytoplasmiques.

Nos observations indiquent que la forme et la torsion de 180^{o} que subissent les canalicules au niveau de chaque couche cuticulaire, ne correspond pas à un tassement cuticulaire, mais qu'elles sont en rapport direct avec la structure traversée : ils sont tordus dans les cuticules fibreuses hélicoïdale et rectilignes dans les cuticules fibreuses unidirectionnelle (couche B du sclérite larvaire). D'autre part, les canalicules n'ont pas une forme réellement hélicoïdale mais ils correspondent à des cylindres aplatis et tordus dont l'axe reste rectiligne. L'ensemble de ces résultats confirme ceux obtenus par NEVILLE (1969) pour les criquets *Locusta migratoria* et *Schistocerca gregaria* montrant l'existence d'une corrélation entre l'ultrastructure de la cuticule et la forme des canalicules.

La coloration avant la mue, de l'exocuticule et de ses canalicules par le bleu de Toluidine, suggère le passage vers l'exocuticule d'une substance issue des canalicules. La persistance pendant le tannage post-exuvial puis la disparition dans l'exocuticule de cette coloration bleue des canalicules font supposer l'arrêt du mécanisme précédent. Enfin, la perte définitive de colorabilité des canalicules et leur modification ultrastructurale à la fin du tannage, tendent à montrer qu'ils ont un rôle important dans les phénomènes de durcissement. Ces hypothèses vont dans le sens des premières interprétations faites par KUHN et PIEPHO (1938), et par WIGGLESWORTH (1947). Elles sont également en accord avec les travaux deCONDOULIS et LOCKE(1966) qui montrent que la cuticule peut subir des réactions physico-chimiques après son dépôt et avec ceux de NEVILLE et LUKE (1969) qui signalent que les canalicules de la patte du criquet sont de réels prolongements cytoplasmiques.

Remarquons enfin que les canalicules ne sont probablement pas impliqués uniquement dans les phénomènes de tannage et dans l'apport de matériaux épicuticulaires. En effet, si le tannage est pratiquement inexistant chez la larve de *Galleria* ; celle-ci possède cependant des canalicules qui véhiculent probablement les substances ajoutées secondairement à l'endocuticule lors du "gonflement" des couches et surtout lors de la formation de la mésocuticule. D'autre part, nous avons vu, avec les écailles du papillon, qu'il existe des cuticules spéciales, généralement très minces, qui durcissent malgré l'absence de canalicules.

CHAPITRE IV

LES MUES

En comparant la mue larvaire aux mues nymphale et imaginale, nous montrerons quelles sont leurs caractéristiques essentielles et leurs différences.

A) La mue larvaire

1° Le liquide exuvial

Si les nouvelles mitoses marquent la fin de chaque cycle épidermique, le cycle cuticulaire, par contre, se prolonge, jusqu'à la mue (Fig. 2, p.19). L'ancienne cuticule subit des modifications qui apparaissent lors du décollement et se poursuivent jusqu'au moment de l'exuviation. Elle diminue d'épaisseur par destruction de la plus grande partie de l'endocuticule tandis que l'épicuticule et les sommets des sclérites (couche A) persistent et constituent l'exuvie proprement dite. Remarquons que les parties profondes des sclérites (couche B) résistent plus longtemps à l'action digestive du liquide exuvial. (1) Celui-ci contient une substance dense aux électrons qui est essentiellement composée de très fines granulations (Pl. IV - 1, p.170). Il renferme, en outre, des masses de grande dimension pouvant atteindre 1 micron de diamètre environ. Elles sont également très denses aux électrons et possèdent un aspect paracristallin bien visible aux plus forts grossissements du microscope électronique (Pl. IV - 1, p.170). Ces formations paracristallines, correspondant à des protéines, occupent quelquefois toute la hauteur de l'espace exuvial et se trouvent ainsi en contact avec la nouvelle cuticuline encore discontinue et avec la dernière couche de la vieille endocuticule (Pl. IV - 1, p.170). Rappelons qu'à ce moment, les espaces intercellulaires de l'épiderme, présentent le même aspect que le liquide exuvial, ce qui semble confirmer l'origine épidermique de celui-ci. Par contre, nous ne pouvons affirmer si les formations paracristallines proviennent de la destruction de l'ancienne endocuticule ou des cellules épidermiques banales ou de cellules glandulaires annexes. Nous discuterons ce problème après l'étude des glandes de Verson

(1) En 1953, PASSONNEAU et WILLIAMS montrent la présence de protéinase et de chitinase dans le liquide exuvial de la pupe de *Cecropia,* puis, ils démontrent la réabsorption du liquide exuvial à l'aide d'injections d'acides aminés marqués.

2° Origine de la membrane exuviale

Lors du décollement cuticulaire, une nouvelle structure, la membrane exuviale, apparaît dans l'espace exuvial et forme une sorte de deuxième enveloppe qui ne sera pas digérée par le liquide exuvial et sera rejetée à la mue.

Chez *Galleria*, la membrane exuviale provient de la modification d'un matériel pré-existant représenté par les dernières couches d'endocuticule. La couche de Schmidt ou sous-cuticule, forme transitoire des matériaux secrétés par les cellules épidermiques, n'est pas à l'origine de la membrane exuviale qui sera formée aux dépens des dernières couches d'endocuticule secondairement transformées (Pl. IV - 1, p.170). En 1955, RICHARDS avait émis l'idée que la membrane exuviale de *Platysamia cynthia* et de *Telea polyphemus* correspondait à une cuticule particulière secrétée juste avant le décollement épidermique. Puis en 1958, cet auteur rejoint l'interprétation de MALEK (1956, 1958) qui admet que cette membrane provient simplement des dernières couches de l'endocuticule chez le criquet *Schistocerca gregaria.* En 1963, TAYLOR et RICHARDS indiquent que la membrane exuviale et la sous-cuticule forment une seule et même structure, la première dérivant de la seconde. Enfin, en 1965, ces deux auteurs reprennent cette étude sur deux Lépidoptères *Danaus plexippus* et *Philosamia cynthia* ainsi que sur l'orthoptère *Melanoplus differentialis* et affirment que ces deux structures sont différentes. Mais, en même temps, ils introduisent le terme d' "interzone cuticle" qui serait une couche particulière, différente de la sous-cuticule, secrétée avant le décollement épidermique. Nous n'avons pas trouvé, chez *Galleria*, de structure pouvant correspondre à une "interzone cuticle". De plus, les variations du régime alimentaire montreront qu'une membrane exuviale peut provenir de couches d'endocuticule qui ont été déposées très longtemps avant le décollement épidermique (Pl. XVIII - 3, p.198).

D'autre part, si nous considérons que la résistance à l'action du liquide exuvial est une caractéristique de la membrane exuviale, TAYLOR et RICHARDS (1965) semblent ne pas généraliser cette restriction importante dans leur définition puisqu'ils écrivent "la résistance de la membrane exuviale de certains insectes à la digestion est encore un mystère.....". Ce manque de précision dans la définition de cette structure entraîne la description, par ces auteurs, de membranes exuviales aux aspects très divers. Par contre nous sommes en accord avec RICHARDS (1967) lorsqu'il indique que la presque totalité de l'endocuticule peut être transformée

en membranes exuviales. Nous observons un phénomène identique pour l'endocuticule larvaire située au niveau des fausses pattes abdominales de la chenille.

Les dernières couches de l'ancienne endocuticule ne sont pas totalement transformées en membrane exuviale lorsque commence la mise en place de la nouvelle cuticuline (Pl. IV - 1, p.170). Elles semblent donc être stabilisées soit par les nouvelles cellules épidermiques, soit par des cellules glandulaires spécialisées appartenant à ce nouvel épiderme.

3° Origine et nature du matériel de stabilisation

L'aspect du matériel qui est ajouté aux dernières couches d'endocuticule de *Galleria* apparaît très dense au point de donner des images de plaques très sombres et presque homogènes (Pl. IV - 1, p.170 et Pl. XVIII - 3, p.198). Sur des larves prêtes à muer, c'est-à-dire lorsque la membrane exuviale est définitivement formée et détachée du reste de la cuticule, elle est soudanophile et présente une réaction légèrement positive au test général des protéines et une forte réaction à la fuchsine paraldéhyde après oxydation permanganique (Pl. III - 3, p.168). La nature lipoprotéique de la membrane exuviale de *Galleria* confirme les observations de MALEK (1958), pour *Schistocerca gregaria* et de DELACHAMBRE (1967) pour la nymphe de *Tenebrio molitor* (complexe lipoprotéique contenant essentiellement des stérols et de la tyrosine) [1]. Pour *Galleria*, on peut penser que les matériaux

(1) Pour cette raison DELACHAMBRE suppose que le matériel de stabilisation provient des oenocytes dont l'ultrastructure rappelle celles des glandes qui élaborent des stérols. D'autre part, l'auteur présente une photo d'ultrastructures de la nymphe de *Tenebrio molitor* montrant plusieurs couches de granules issus du sommet des microvillosités épidermiques et qui représenteraient les matériaux de stabilisation. Mais, cette superposition de granules résulte, en réalité, de l'obliquité de la coupe et correspond simplement aux sommets denses des microvillosités. Chez *Galleria* nous obtenons des images identiques avec des coupes obliques. Par contre, sur les coupes bien verticales, de la larve comme de la nymphe ces granules forment une seule ligne sombre (Pl. X - 4, p.182 et Pl. XI - 3, p.184). De plus remarquons que cet aspect est toujours présent même avant le moment où se forme la membrane exuviale.

qui vont stabiliser la membrane exuviale sont représentés par les formations paracristallines contenues dans l'espace exuvial. De toute façon, au moment de son dépôt sur les dernières couches ou la dernière couche d'endocuticule, le matériel observé est très comparable à celui cité par plusieurs auteurs pour des insectes différents (LOCKE pour *Rhodnius prolixus* (1958) et pour *Calpodes ethlius* (1960), MORI pour *Bombyx mori* (1965) et RINTERKNECHT et LEVI (1966) pour *Locusta migratoria).*

B) La mue nymphale

Elle diffère peu des mues larvaires. Le liquide exuvial, secrété avant la mue nymphale, possède un aspect identique à celui émis lors des mues larvaires Il apparaît cependant plus abondant et plus riche en granules protéiques. Comme pour tous les stades précédents, la dernière cuticule larvaire est digérée par le liquide exuvial et possède une membrane exuviale qui est stabilisée par les jeunes cellules de l'épiderme nymphal.

C) La mue imaginale

La mue imaginale présente des caractéristiques très différentes des mues nymphale et larvaire. Le cas de *Galleria* est probablement assez particulier (1) mais facilite l'analyse de certains mécanismes.

Le liquide exuvial imaginal est encore beaucoup plus abondant que celui de la nymphe et il contient non seulement de nombreux granules protéiques mais aussi de volumineuses sphères lipidiques (10 µ de diamètre environ) (Pl. XIII - 1, 3, p.188). Sa composition chimique est certainement différente de celle des autres liquides larvaire et nymphal, car il ne digère pas ou très peu la vieille cuticule nymphale, comme le montrent les exuvies qui restent intactes après la sortie du papillon. Enfin, il semble important de rapprocher l'absence d'action digestive du liquide exuvial, de l'absence de formation de membrane exuviale à partir des dernières couches d'endocuticule nymphale.

(1) Trois paires de sacs aériens issus du système trachéen larvaire, apparaissent dès la vie nymphale et sont en rapport avec le mécanisme de l'exuviation imaginale (ALLEGRET et BARBIER 1966).

Cette absence de formation de membrane exuviale à partir de l'endocuticule nymphale ne semble pas pouvoir être généralisée puisque DELACHAMBRE décrit une telle structure pour la nymphe de *Tenebrio molitor*.

Soulignons, sans discuter ce fait pour le moment, que l'absence de membrane exuviale nymphale coïncide avec l'absence de glandes de Verson chez l'adulte.

CHAPITRE V

LES GLANDES DE VERSON ET LEURS RAPPORTS AVEC LA CUTICULE

La répétition cyclique du travail de chaque cellule épidermique n'explique pas tous les phénomènes d'un renouvellement tégumentaire. Des rôles complémentaires certains mais très discutés sont tenus par des éléments annexes de l'épiderme tels que les glandes de Verson. Décrites pour la première fois par VERSON (1902) chez *Bombyx mori*, ces glandes épidermiques sont des cellules secrétrices très spécialisées et très volumineuses chez les Lépidoptères qui en possèdent une paire par segment. L'étude histologique de ces glandes a été entreprise par quelques auteurs dont HUFNAGEL (1918) pour *Hyponomenta padella* et KUHN et PIEPHO (1938) pour *Ephestia Kühniella*. On a considéré que ces glandes étaient en rapport avec la mue, surtout après les travaux de WIGGLESWORTH (1933) sur *Rhodnius prolixus*, d'où les termes de glande de mue ou glande exuviale quelquefois employés. Ce même auteur (1947) est revenu sur ses premières conclusions et a montré que les glandes de *Rhodnius* ont un rôle dans la formation du cément cuticulaire. Nous décrirons l'évolution des glandes de Verson essentiellement pendant un cycle cuticulaire larvaire, mais nous les avons observées sur tous les stades larvaires et sur la nymphe. (1)

A) Localisation et cycle d'activité

Au dernier stade larvaire, la glande mesure 0,3 mm de long et les dissections sous la loupe binoculaire permettent de la localiser avec précision et de suivre les phases essentielles de son activité. L'emplacement de son orifice sur la cuticule a été repéré en montant entre lame et lamelle, la zone recouvrant la glande, et en l'observant au fort grossissement d'un microscope optique.

La glande est située, d'une part, à égale distance de la ligne médiane du tergite et du stigmate latéral et, d'autre part, à égale distance du bord antérieur du segment et du pli transversal du tergite (Fig.8 , p. 82). Son orifice se trouve à peu

(1) Une étude parallèle a été réalisée sur *Antheraea pernyi*

près à gauche de l'intersection des lignes joignant les sensilles S_1 et S_4 et S_2 et S_5 (Fig. 8, p. 82).

Au début du stade, la glande est très transparente et aplatie. A la fin du stade, elle a augmenté de volume, est devenue globuleuse et a acquis une couleur jaune claire qui persistera pendant les deux à trois jours que dure la période pré-exuviale. Puis, elle devient soudainement transparente dès le décollement cuticulaire, semblant libérer ses secrétions dans l'espace exuvial.

Comme le confirmera l'histologie, les dissections indiquent déjà que les glandes reçoivent une importante trachée . D'autre part, des injections de rouge neutre ou de carmin d'indigo dans l'hémolymphe montrent qu'elles accumulent le colorant et que ce dernier y est encore visible après la mue laissant supposer qu'il y est électivement retenu ou bien que le rejet de secrétion se prolonge également un peu après la mue. Des montages, in toto ; confirment que le colorant est concentré dans les grosses vacuoles de la glande.(1)

B) Structure histologique, données histochimiques et ultrastructures

1° Histologie

Les glandes de Verson de *Galleria mellonella* sont composées de trois cellules :

- une cellule secrétrice géante (0,25 à 0,3 mm) forme la plus grande partie de la glande. Son cycle est long et correspond à la majeure partie du stade. Au début, son noyau, peu ramifié, est entouré par deux ou trois rangées de vacuoles (Fig. 9, p. 84). A la fin du cycle (fin du stade), le nombre des ramifications nucléaires, comme celui des vacuoles augmentent considérablement (Pl. XVI - 1, p.194 et Fig. 9, p. 84).

(1) Ces injections ne permettent pas de dénombrer la totalité des glandes des chenilles de Lépidoptère, la dernière paire n'accumulant pas ou pas assez de colorant.

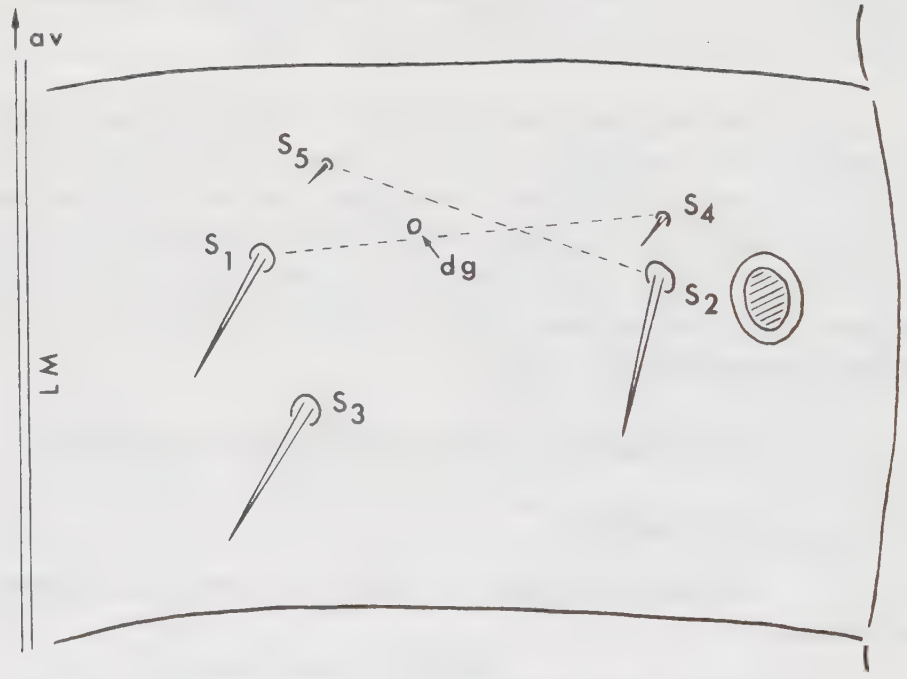


Figure 8 - Position de l'orifice de la glande de Verson sur le tégument larvaire de *Galleria mellonella.*

av. avant de l'animal, **pt.** pli transversal, **st.** stigmate droit.

$S_{1'}$ $S_{2'}$ $S_{3'}$ $S_{4'}$ $S_{5'}$ sensilles du tergite du côté droit.

- Deux cellules coiffent la cellule secrétrice principale. L'une d'elles secrète une enveloppe délimitant un réservoir (Pl. XVI - 1, p.194). L'autre, étroitement unie à la précédente, secrète le canal. Ces deux cellules sont accolées par l'apex de leur cytoplasme (Pl. XVI - 1, p.194) et leurs fonctionnements parfaitement synchrones permettent les jonctions simultanées du canal avec l'épicuticule et du réservoir avec la cellule glandulaire principale (Pl. XVI - 1, 2, p.194). Les deux cellules qui forment le canal et le réservoir ont un cycle secrétoire très bref qui correspond au dépôt de l'épicuticule c'est-à-dire au début de la phase pré-exuviale et qui se situe donc juste après les mitoses épidermiques. Au contraire, le cycle de la cellule glandulaire géante se réalise en grande partie avant les mitoses (Fig. 9, p. 84).

Le canal chitineux possède une section tranversale parfaitement circulaire mais son trajet décrit une hélice formée d'une spire et demie au moment de sa formation. Celle-ci reste visible par transparence juste après la mue tant que les pigments mélaniques ne sont pas déposés (Fig. 9, p. 84). Puis, au cours de l'épaississement endocuticulaire post-exuvial, il est progressivement étiré et prend la forme d'une double courbe (l'une et l'autre situées dans deux plans verticaux perpendiculaires entre eux) dont la partie distale apparaît obturée par un bouchon (Fig. 9, p. 84). La modification de la forme du canal par étirement de la spire est importante car elle démontre, que la longueur définitive du canal est acquise en une seule fois, comme le sont les dimensions de l'épicuticule. D'autre part, cet étirement du canal explique le mode d'exuviation du complexe canal-réservoir qui précèdera légèrement le décollement général de la cuticule et qui se fera en deux éléments : un décollement local cuticule-épiderme, dégage d'abord la partie proximale du canal (Pl. XVI - 4, p.194) qui se rompt ensuite au point de jonction de ses deux courbes. C'est la partie supérieure ou distale que plusieurs auteurs ont observée car elle reste attachée à l'exuvie et, de ce fait, est bien visible. La partie proximale du canal est rejetée dans l'espace exuvial en même temps que le vieux réservoir auquel elle reste attachée (Pl. XVI - 3, p.194 et Fig. 9, p. 84) [1]. Les deux cellules apicales forment alors un nouveau canal spiralé et un nouveau réservoir. Ce nouveau complexe canal-réservoir n'a donc pas été formé au contact de l'ancien et sa mise en place est comparable à celle d'une nouvelle sensille toujours indépendante de l'ancienne.

(1) LAI-FOOK J. (1970) observe également le rejet du réservoir de la glande épidermique (type B) de *Rhodnius prolixus*.

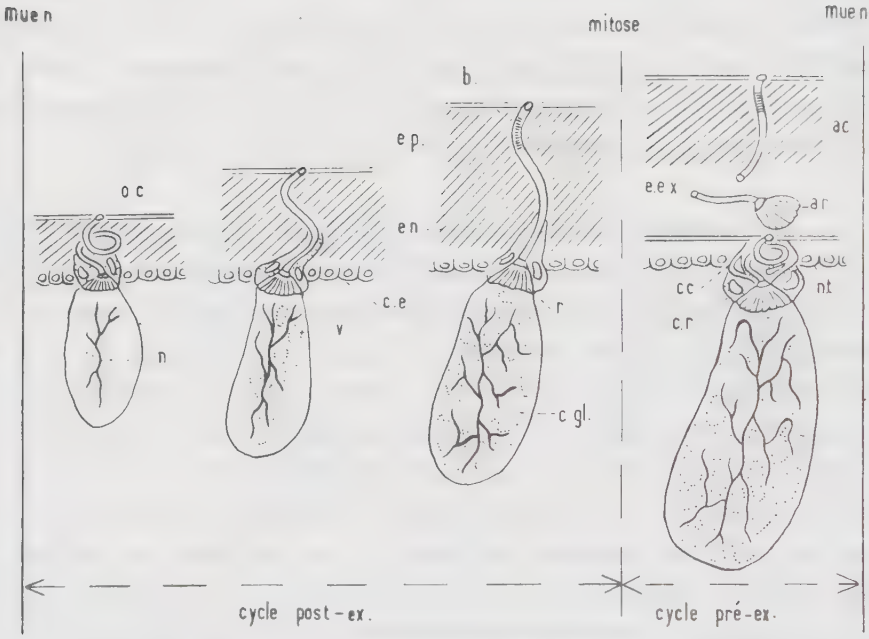


Figure 9 - Schémas illustrant le cycle des principaux éléments de la glande de Verson par rapport aux cycles épidermiques et cuticulaire.

a.c. ancienne cuticule, **a.r.** ancien réservoir, **b.** bouchon du canal, **c.c.** cellule formatrice du canal, **c.e.** cellule épidermique tégumentaire, **c. gl.** cellule glandulaire principale, **c.r.** cellule formatrice du réservoir, **e. ex.** espace exuvial, **e.n.** endocuticule, **ep.** épicuticule, **n.** noyau de la cellule glandulaire, **n.t.** nouveau tégument, **o.c.** orifice du canal de la glande, **r.** réservoir de la glande, **v.** vacuole.

Le nouveau réservoir se remplit alors et l'on remarque que la substance qu'il contient est divisée en deux parties, l'une se colorant en rouge par la fuchsine acide du Mallory et l'autre, en bleu, par le bleu de méthyle. La substance colorée en rouge, occupe la partie supérieure du réservoir, on peut supposer qu'elle sera évacuée la première.

Soulignons enfin, que les glandes du 8ème segment abdominal diffèrent de celles des autres segments car leurs vacuoles sont beaucoup moins développées (2). Cette différence explique peut-être que les glandes du 8ème segment abdominal n'accumulent pas ou très peu les colorants injectés dans l'hémolymphe de sorte qu'elles ne sont pas visibles par cette méthode.

2° Histochimie

Les colorations par le Feulgen et par le vert de méthyle-pyronine montrent que le noyau très ramifié de la cellule glandulaire est très peu dense et, que les cytoplasmes des cellules formatrices du réservoir et du canal, présentent une intense réaction positive à la pyronine. La réaction également pyronine positive du cytoplasme périnucléaire de la cellule glandulaire est beaucoup moins intense. La coloration par le PAS reste négative pendant tout le cycle cuticulaire ou est trop faible pour être détectée. La coloration par le bleu alcian a montré des résultats faiblement positifs au niveau des travées cytoplasmiques de la cellule glandulaire. La coloration des lipides par le Soudan III, soit après fixation par le Ciaccio ou le Formol Baker et coupes à la paraffine, soit après le formol neutre salé et coupes à congélation, est également demeurée négative pendant tout le cycle cuticulaire.

La réaction générale des protides selon SALAZAR a donné des résultats faiblement positifs et principalement au niveau du cytoplasme de la cellule formatrice du réservoir et du cytoplasme de la cellule produisant le canal.

3° Ultrastructure

La cellule secrétrice est enveloppée par la lame basale épidermique. Celle-ci forme d'importants replis surtout lorsque la glande est peu distendue. Ces

(1) Nous avons retrouvé cette différence de structure pour *Antheraea pernvi*, chez qui cet aspect particulier correspond à l'état normal de toutes les glandes du 1er stade larvaire.

replis sont groupés localement et s'enfoncent dans la glande en constituant des piliers réguliers. A leur contact, la membrane plasmique de la cellule forme de nombreux et grands replis supplémentaires. Ce système permettra l'augmentation massive du volume de la glande provoquée par l'augmentation du nombre et de la taille des vacuoles. Entre celles-ci, le cytoplasme est réparti en nombreux et fins filaments au niveau desquels se forment deux types de secrétions :

- Des inclusions de forme variable, très denses aux électrons, ont un diamètre de un micron environ. Elles proviennent de fins granules cytoplasmiques qui semblent s'agglomérer au niveau des mitochondries comme paraissent l'indiquer la membrane qui les enveloppe encore au début de leur formation ainsi que l'aspect particulier de la plupart des mitochondries à cette période du cycle glandulaire (Pl. XVI - 5, p.194). Ces formations denses présentent une structure paracristalline visible seulement aux plus forts grossissements du microscope électronique (Pl. XVI - 6, p.194). L'élaboration de ces structures paracristallines commence dès le début du cycle cuticulaire. Elles s'accumuleront ensuite dans le réservoir.

De petites vésicules mesurent 0,1 µ de diamètre. Elles sont limitées par une double membrane et contiennent une substance granuleuse très fine qui remplira les vacuoles où elle apparaît très peu dense aux électrons [1].

(1) Malgré les quelques différences anatomiques existant entre les glandes de *Galleria et* celles d'*Antheraea* (R. BARBIER 1970), nous avons retrouvé, chez celles d'*Antheraea,* deux types de secrétions comparables et une origine ergastoplasmique, puis une accumulation golgienne pour la secrétion des petites vésicules.

CONCLUSION

- Malgré quelques différences spécifiques, la structure, le cycle et les secrétions des glandes de Verson des Lépidoptères étudiés présentent de nombreux points communs : les trois cellules que nous avons décrites chez *Galleria mellonella* (1968) sont homologues de celles que nous avons observées pour *Antheraea pernyi* (1970) et de celles signalées par KUHN et PIEPHO (1938) pour une autre pyrale *Ephestia Kühniella*.

- La cellule glandulaire principale est endomitotique et permanente. Elle augmente de taille au cours du développement larvaire et possède une phase secrétoire s'étendant sur la majeure partie du stade. Juste avant la mue, la glande libère ses produits dans l'espace exuvial.

- Les deux cellules formatrices du complexe canal-réservoir possèdent au contraire une phase secrétoire très brève qui coïncide avec la mise en place de la nouvelle épicuticule, c'est-à-dire qu'elle suit la phase mitotique. Elles produisent un nouveau complexe canal-réservoir qui réunit la nouvelle épicuticule et la glande principale juste avant qu'elle ne libère ses produits. Cette évacuation pré-exuviale des produits du réservoir se retrouve chez la nymphe (Pl. XVI - 4, p.194).

- Les secrétions de la cellule glandulaire principale sont représentées par des matériaux apparemment riches en eau, qui s'accumulent dans des vacuoles et par des formations protéiniques paracristallines.

Bien que l'essentiel du liquide exuvial soit formé par les cellules épidermiques, ce dernier peut contenir des éléments issus des glandes de Verson, tels que le contenu des vacuoles et les formations protéiniques. Ces dernières, observées dans l'espace exuvial peuvent être impliquées soit dans la mise en place de la nouvelle épicuticule soit dans la stabilisation des dernières couches de l'endocuticule. L'absence de glandes de Verson dans l'épiderme imaginal pourrait expliquer l'absence de stabilisation des dernières couches de l'endocuticule nymphale, d'où l'absence de membrane exuviale.

- L'existence d'une double fonction permettrait de ne pas éliminer, a priori, tout rôle des glandes de Verson dans le mécanisme des mues et s'accorderait ainsi avec les conclusions de LEES (1947) signalant qu'elles possèdent, chez les Tiques, deux phases secrétoires dont une seule serait en rapport avec la mue et rejoindrait les premières affirmations de WIGGLESWORTH (1933) tout en restant en accord avec ses travaux ultérieurs (1947, 1948) sur la formation du cément épicuticulaire bien que nous n'ayons pu observer cette couche avec certitude chez *Galleria*.

CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE

L'étude de l'évolution tégumentaire de *Galleria*, au cours de l'ontogenèse, fait apparaître l'existence de mécanismes et de structures fondamentaux et permanents malgré la métamorphose :

- Les cycles épidermiques (larvaires, nymphal et imaginal) débutent tous par une phase mitotique. Celles qui précèdent les téguments de la nymphe et de l' imago sont beaucoup plus intenses que les phases mitotiques larvaires.

- La secrétion cuticulaire se réalise toujours en deux périodes pré et post-exuviale. La seconde correspond à une production complémentaire d'endocuticule et à des modification de la cuticule pré-exuviale.

Parmi les diverses formations cuticulaires, deux sont constantes au cours du développement de l'insecte ; l'épicuticule et la cuticule fibreuse :

- L'épicuticule possède une cuticuline, déposée la première et complétée par une couche dense protéinique, secrétée sous la cuticuline, et par une épicuticule externe qui apparaît au-dessus. La couche superficielle que FILSHIE signale (1970 a) chez *Lucilia cuprina*, semble correspondre, chez *Galleria*, à des matériaux trop irréguliers pour que nous puissions les homologuer à une structure épicuticulaire certaine (couche de cément de LOCKE, 1961).

- La cuticule fibreuse hélicoïdale possède la même ultrastructure que celle des autres espèces décrites par les auteurs et correspond au modèle proposé par BOULIGAND (1965 a) pour les Arthropodes. Elle est constituée par la superposition d'un très grand nombre de microstrates. Chacune d'elles contient des fibres (parallèles entre elles et à la surface épidermique) dont la direction varie de quelques degrés par rapport à la microstrate voisine. Une rotation de 180^{o} correspond à une couche ou strate d'endocuticule classique reconnaissable par l'histologie. Cette structure fibreuse est déposée sous la forme d'un matériel granuleux, la sous-cuticule, qui acquiert secondairement et plus ou moins vite son ultrastructure définitive.

Des liaisons cellule-cuticule assurent un contact soit temporaire entre la cellule et la sous-cuticule, ce sont les microvillosités, soit permanent entre la cellule et la cuticule déjà formée, ce sont les canalicules ou "pore canaux".

Les microvillosites sont visibles lors du dépôt de tous les elements cuticulaires sauf pour celui de la couche dense protéinique de l'épicuticule

Les canalicules représentent des prolongements ceilula res qui s'allongent au cours de l'épaississement de la cuticule. La variation de leur forme est fonction des diverses structures des matériaux traversés. Cette conclusion confirme celle de NEVILLE, THOMAS et ZELASNY (1969) et celle de NEVILLE et LUKE (1969, a et b) pour la cuticule de *Locusta migratoria*

L'observation continue des canalicules, au cours des cycles larvaires et surtout nymphal, met en évidence leur participation à la mise en place de l'épicuticule et à la formation des structures mésocuticulaires et exocuticulaires. Ceci rejoint les conclusions de LOCKE (1961) pour l'épicuticule du dernier stade de *Galleria* et celles de FILSHIE(1970) pour l'épicuticule de *Lucilia cuprina*. L'intervention des canalicules dans la transformation de la cuticule fibreuse, est en accord avec les premières interprétations de KUHN et PIEPHO (1938) et de WIGGLESWORTH (1947).

Enfin, l'épiderme n'assure pas seulement la production puis l'évolution de la cuticule au cours du développement, il permet aussi l'élimination, à chaque mue, de la cuticule ancienne.

Chez *Galleria*, tous les épidermes des larves de la nymphe et de l'imago produisent un liquide exuvial. Seules les cuticules larvaires présentent une membrane exuviale classique.

Ces divers éléments fondamentaux doivent pouvoir être généralisés pour tous les insectes quelque soit leur mode de développement. Par contre, de nombreuses modifications cuticulaires, apparaissent du fait de la métamorphose et sont caractéristiques d'un type particulier de développement.

Chez *Galleria*, l'évolution morphologique de l'épiderme correspond à une spécialisation de plus en plus poussée des cellules, accompagnée d'une modification

de leur forme et de leur disposition. Les épidermes larvaires ont une densité cellulaire faible et régulière, à laquelle correspond un relief cuticulaire uniforme. L'épiderme nymphal, constitué de cellules très hautes et grêles, localement très nombreuses, formera un relief très hétérogène. L'hétérogénéité maximale est atteinte, chez l'adulte, par la différenciation complète des types cellulaires.

Chaque cellule épidermique larvaire ou nymphale, réalise seule, par ses diverses activités, une structure cuticulaire très complexe. Ceci est particulièrement net pour la cellule larvaire qui forme, en plus des structures habituelles, un sclérite très spécial, possèdant deux types de structure fibreuse hélicoïdale et unidirectionnelle.

La cuticule imaginale, apparemment plus complexe que les précédentes, résulte, en fait, de la somme des activités de cellules distinctes qui fonctionnent séparément et selon des modes différents : les premières cellules actives forment les écailles à partir d'un cytoplasme très éloigné du noyau et dans ce cas seulement apparaît une cuticularisation intracytoplasmique.

De plus, le mode de mise en place de l'écaille souligne le rôle primordial de la forme de la cellule dans la morphogenèse tégumentaire, rôle que montraient déjà les cuticularisations larvaire et nymphale. Ces conclusions rejoignent celles de FILSHIE et WATERHOUSE (1969) pour l'adulte de *Nezara viridula* mais s'opposent à celles de LOCKE (1966 a) qui attribue à la cuticuline de *Calpodes ethlius*, la principale responsabilité du relief cuticulaire larvaire.

Les principales variations du relief cuticulaire résultent de la localisation de la mésocuticule et des modes de différenciation de la cuticule fibreuse pré-exuviale.

La mésocuticule larvaire est située sous l'épicuticule et autour des pédoncules des sclérites cellulaires. Elle provient de couches pré et post-exuviales moins serrées que celles de l'endocuticule et qui recevront des matériaux complémentaires. (1)

(1) L'apport secondaire de matériaux est particulièrement visible chez un autre Lépidoptère, *Tyria jacobae* L. dont les couches pré-exuviales larvaires reçoivent de gros granules protéiniques pigmentaires qui augmentent de taille après le dépôt des fibres (BARBIER, travail en cours).

Les couches pré-exuviales nymphales, qui sont beaucoup plus serrées que celles de la méso et de l'endocuticule, formeront une exocuticule grâce à un tannage post-exuvial identique à celui de l'exocuticule rigide de la plupart des insectes hétérométaboles. La mésocuticule de la nymphe se trouve classiquement, en couche continue, entre l'exo et l'endocuticule.

Le problème des sclérites cellulaires et de la continuité exocuticulaire peut être éclairé par la comparaison de l'ontogenèse du tégument dans divers groupes. *Galleria mellonella* nous montre qu'il est possible de retrouver pour une même espèce d'holométabole, mais en des points divers du corps et surtout à divers moments de l'évolution individuelle, des types cuticulaires, apparemment opposés et dont certains ont été décrits pour les adultes des divers groupes.

Le tableau 2 (p. 93), résumant les données que nous avons obtenues (R. BARBIER, 1968) pour les téguments embryonnaires, juvéniles ou adultes de quelques insectes à métamorphose plus ou moins complète, montre que la cellule épidermique produit initialement des formations cuticulaires imparfaites et qui se complèteront.

Ces formations initiales peuvent être dépourvues de tout relief cuticulaire (enveloppe embryonnaire de *Galleria* et d'*Antheraea pernyi*) ou comporter des microreliefs correspondant à un sclérite par cellule (enveloppe embryonnaire de *Blatta orientalis* et *Blatella germanica*, de *Locusta migratoria* et de *Dysdercus fasciatus).*

Cet état discontinu fera place, plus ou moins rapidement, à une cuticule d'aspect continu qui apparaît d'autant plus vite que la métamorphose est moins complète.

Chez les Lépidoptères étudiés (holométaboles) les sclérites cellulaires restent visibles à tous les stades larvaires et la nymphe seule montre un tégument continu.

La cuticule des premiers stades des *Blattes*, est également discontinue. Celle des premiers stades de *Locusta* et de *Dysdercus* est déjà continue.

De plus, la différenciation des cellules épidermiques paraît suivre la même voie. Dès le deuxième stade, chez les amétaboles(*Petrobius maritimus* et *Thermo-*

Espèces	Exocuticule absente	Exocuticule discontinue (sclérites cellulaires)		Exocuticule continue
		en pointe	en plateau	
Petrobius maritimus Leach. (Thysanoure Machilide)				1er stade-adulte
Thermobia domestica Pack. (Thysanoure Lépismatide)				1er stade-adulte
Blatta orientalis L. (Dictyoptère Blattide)		embryon	1er stade	2e stade-adulte
Blatella germanica L. (Dictyoptère Blattide)		embryon	1er stade	2e stade-adulte
Locusta migratoria L. (Orthoptère Acridide)			embryon	1er stade-adulte
Dysdercus fasciatus Sgn. (Heteroptère pyrrhocoride)		embryon		1er stade-adulte
Galleria mellonella L. (Lépidoptère Pyralide)	embryon	1er stade	autres stades	Nymphe et adulte
Antheraea pernyi Guer. (Lépidoptère Attacide)	embryon	1er stade	autres stades	Nymphe et adulte

Tableau 2 - Relief exocuticulaire et développement chez quelques insectes. Les illustrations correspondantes sont réunies dans les planches VIII, p.178 et XVII, p.196.

bia domestica) deux types de cellules correspondent, les unes à la formation d'une cuticule continue, les autres à la formation des écailles. Cette différenciation cellulaire attend le stade imaginal chez les Lépidoptères.

Notons que, pour les Lépidoptères, cette différenciation progressive, n'est valable que pour les cellules épidermiques banales, et s'oppose à la différenciation embryonnaire des éléments spécialisés tels les cellules trichogènes et les glandes de Verson, éléments qui disparaîtront à la métamorphose.

Deuxième Partie

ETUDE EXPERIMENTALE DU DEPOT CUTICULAIRE

INTRODUCTION

La croissance pondérale des larves de *Galleria*, depuis la sortie de l'oeuf jusqu'à la "montée" précédant la nymphose, est particulièrement spectaculaire : les larves femelles passent de 0,05 à 250 mg. Ce taux de croissance de 5 000 fois entraîne de grandes variations des dimensions tégumentaires.

Le premier chapitre de cette étude est consacré à l'analyse des variations intervenant chez des larves élevées dans les conditions d'alimentation optimale. L'augmentation totale de la taille du tégument larvaire se faisant à la fois en surface et en épaisseur, nous étudierons successivement les variations de l'épaisseur, puis les modifications de la surface cuticulaire. D'autre part, la structure cuticulaire étant plus complexe au niveau des sclérites cellulaires, nous exposerons d'abord les résultats concernant la cuticule située entre les sclérites.

Un second chapitre donnera les résultats obtenus avec des larves soumises à des régimes carencés en protides capables soit de stabiliser l'état larvaire soit de supprimer la croissance.

Mesure et numération

Les mensurations et les numérations cellulaires sont faites au plus fort grossissement du microscope photonique (X 1 600) en observant des coupes histologiques à la paraffine (5 μ d'épaisseur) et surtout des coupes semi-fines (1 μ) faites dans l'araldite.

Les mensurations, aux divers stades larvaires et au stade nymphal, sont toujours réalisées à deux moments bien précis : immédiatement après la mue et 48 heures plus tard. Les résultats obtenus pour les régions segmentaires des tergites seront seuls étudiés (1).

Pour les numérations cellulaires, nous avons employé la technique décrite par KUHN et PIEPHO et également utilisée par SEHNAL et NOVÁK (1966) chez *Galleria*. Chaque cellule produisant une structure indépendante (''le sclérite cellulaire''), dont le sommet résiste à l'action du liquide exuvial, il est possible de les compter sur une cuticule prête à être rejetée. La variation du nombre de cellules d'un stade au stade suivant est obtenue sur des coupes de larves prêtes à muer et possédant donc les deux téguments superposés (Fig. 10, p. 97). On peut alors établir, par le calcul, une zone cuticulaire de référence en choisissant sur la coupe histologique ; un alignement de 100 sclérites de l'ancien tégument, soit une surface carrée de 10 000 cellules. A cette zone correspond, pour le nouveau tégument, un plus grand nombre de cellules. Ce nombre est calculé d'après la numération des cellules du nouveau tégument. La différence entre ces nombres représente l'accroissement du nombre des cellules correspondant à l'activité mitotique. Ces calculs ont été réalisés à la fois sur des coupes frontales et des coupes sagittales pour éviter toute erreur provoquée par d'éventuelles irrégularités de plissement du jeune épiderme.

(1) Des chiffres analogues ont été obtenus pour les sternites. Le repérage précis des zones intersegmentaires étant plus difficile, celles-ci ont été plus superficiellement étudiées.

Le comptage des couches d'endocuticule permet de mesurer les variations d'épaisseur de la cuticule. Ce comptage est effectué à la fois sur des coupes semi-fines (1 µ) colorées au bleu de toluidine et sur les coupes fines observées au microscope electronique, les prélèvements étant toujours effectués au niveau des tergites abdominaux. Ayant vérifié que l'épaisseur totale de l'endocuticule variait très légèrement en fonction du poids des sujets pour un stade donné, nous avons choisi, pour tous les lots expérimentaux, des larves de poids analogues ou identiques, les mesures pondérales initiales étant toujours faites au moment précis qui suit le rejet de l'exuvie.

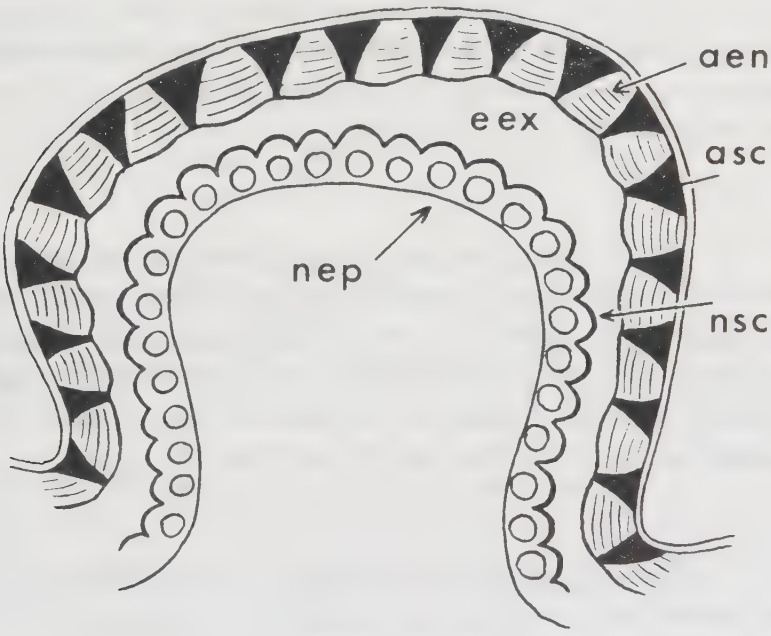


Figure 10 - Aspect et position de deux téguments larvaires successifs juste avant la mue. Schéma montrant la variation du nombre des cellules à chaque cycle épidermique.

aen. ancienne endocuticule, **asc.** ancien sclérite, **eex.** espace exuvial, **nep.** nouvel épidermique larvaire, **nsc.** nouveau sclérite.

Les différents régimes alimentaires

En plus de l'alimentation optimale, les larves de *Galleria* ont reçu les trois régimes suivants dont les effets ont été définis par ALLEGRET (1952, 1956, 1963).

1° Dans le premier cas le pollen est supprimé au dernier stade, l'alimentation est alors pratiquement dépourvue de produits azotés ; la cire purifiée contenant 0,01 à 0,1 °/oo d'azote total. Malgré ce jeûne protidique sévère, les durées du dernier stade et de la métamorphose ne sont pas modifiées mais la croissance est supprimée, le poids de la nymphe est environ le 1/3 de celui des nymphes normales (Fig. 11 b, p. 99).

2° Dans le deuxième cas, le jeûne protidique est imposé plus précocement : la chenille s'étant alimentée activement (régime optimal) pendant au moins 24 heures reçoit pendant le reste de l'avant-dernier stade et pendant tout le dernier stade, de la cire pure uniquement. La métamorphose qui reste normale dans le temps, donne des nymphes puis des papillons de taille minimale (nymphes correspondant au 1/10e environ du poids normal) (Fig. 11 c, p. 99).

3° Enfin, dans une troisième série, le jeûne protidique est imposé aux larves dès la mue qui devrait être normalement l'avant-dernière. La métamorphose est alors inhibée mais la chenille continue à muer.

Trois à six mues peuvent survenir chez les sujets ainsi stabilisés à l'état de larve. Les intermues ou stades sont alors très allongés (20 à 50 jours au lieu de 3 à 4) et la croissance normale est remplacée par un amaigrissement lent et progressif (Fig. 11 d, p. 99).

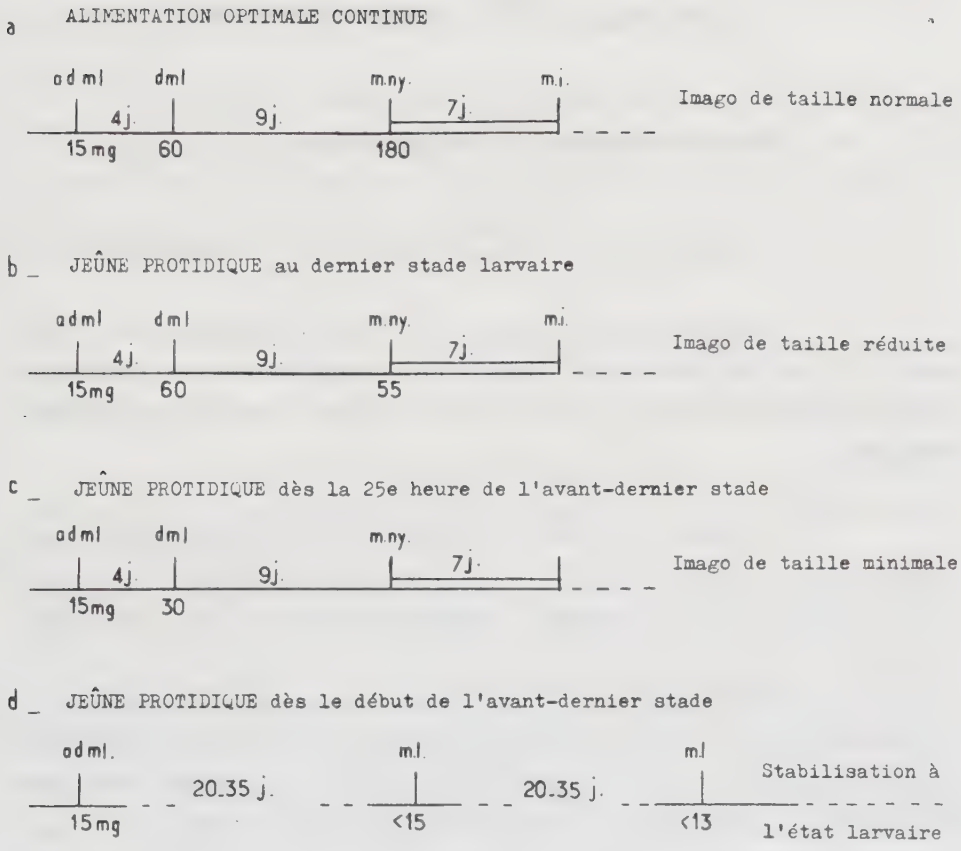


Figure 11 - Développement de *Galleria* dans les conditions optimales d'alimentation et dans les trois cas de jeûne protidique.

CHAPITRE I

VARIATIONS QUANTITATIVES DES MATERIAUX DEPOSES ET MODIFICATIONS DES DIMENSIONS TEGUMENTAIRES DANS LES CONDITIONS OPTIMALES DE NUTRITION

A) Tégument situé entre les sclérites cellulaires

1° Epaississement de la cuticule pendant chaque cycle larvaire

Nous avons suivi l'évolution des dépôts cuticulaires chez l'avant-dernier et le dernier stade larvaire. Nous avons regroupé les résultats obtenus pour ces deux stades afin de les comparer au cours du déroulement de leurs cycles épidermiques.

Au cours de la période pré-exuviale qui précède l'avant-dernière mue larvaire, l'épiderme dépose 6 à 8 couches d'endocuticule (Fig. 12 a, p.102) et 8 à 9 pendant celle qui précède la dernière mue larvaire (Fig. 13 a, p.104).

Pendant les 12 et 24 premières heures qui suivent l'avant-dernière et la dernière mue larvaire , les cellules épidermiques achèvent la phase secrétoire commencée avant la mue, l'endocuticule possède alors 11 à 12 couches pour l'avant-dernier stade (Fig. 12 a, p.102)et 21 à 22 pour le dernier (Fig. 13 a, p.104).

La phase suivante, qui se situe entre la 10e et la 18e heure pour l'avant-dernier stade et entre la 24e et la 60e heure pour le dernier, est caractérisée par un ralentissement important du dépôt cuticulaire (Fig. 12 a, p.102et 13 a, p.104). Cette période ne correspond pas à un repos des cellules épidermiques car la sécrétion cuticulaire n'est pas complètement supprimée et les cellules produisent des substances qui gonflent les couches déposées précédemment et accroissent leur épaisseur qui passe de 0,5 à 0,8 µ.

Enfin, une nouvelle et dernière phase est marquée par une accélération de la secrétion épidermique qui assure le dépôt de l'ultime série de couches d'endocuticule ; 11 à 13 pour l'avant-dernier stade, totalisant une vingtaine de strates (Fig. 12 a, p.102), 23 à 25 pour le dernier, totalisant 45 à 47 strates (Fig. 13 a, p.104). Ces dernières couches subiront également un gonflement, leur épaisseur passant de 0,6 à 0,9 µ.

L'important ralentissement du dépôt endocuticulaire constaté pour les deux stades, permet de diviser la période post-exuviale en deux parties séparées par une période de faible dépôt cuticulaire mais où se fait un apport de matériaux complémentaires qui s'ajoutent aux couches déjà formées.

2° Accroissement de la surface cellulaire et déplissement de l'épicuticule.

Les mensurations nucléaires faites juste après la mue, pour les divers stades larvaires, indiquent que la taille des noyaux (4,5 à 5,5 µ) reste pratiquement constante pendant tout le développement.
Les cellules, mesurées aux mêmes moments, présentent des dimensions également constantes. Par contre, elles subissent, pendant chaque stade, une importante augmentation de surface (tableau 3, p.103). En outre, avant chaque mue, chaque cellule épidermique paraît se diviser une fois puisque le nombre des cellules est doublé à chaque stade, et que nous n'observons jamais de noyaux pycnotiques. Lors de la formation de l'épicuticule, chaque cellule cubique présente un sommet hémisphérique (Pl. I - 4, 5, 6, p.164) augmentant sa surface apicale et permettant la mise en place d'une épicuticule plissée qui possède d'emblée sa surface définitive. Cette dernière sera donc doublée par rapport au stade précédent comme l'a été le nombre des cellules.

A l'exuviation, les zones épicuticulaires concaves situées entre les sclérites (Fig. 5 b, p. 46) subissent un premier déplissement. Celui-ci se continue après la mue et s'intensifie pendant l'accroissement maximum de la surface épidermique, qui coïncide avec le ralentissement du dépôt endocuticulaire et le gonflement des couches déjà formées. Remarquons que ces divers évènements se produisent pendant une intense activité alimentaire.

Notons également que l'augmentation de la surface épidermique après la mue permet le dépôt de couches de plus grande superficie et nécessite donc un apport de matériaux plus grand que pour un même nombre de couches déposées avant la mue. D'autre part, le changement de volume étant très faible au moment de la mue, le déplissement épicuticulaire et l'étirement épidermique réalisés pendant l'intermue représentent pratiquement toute l'augmentation de volume acquise par rapport au stade précédent.

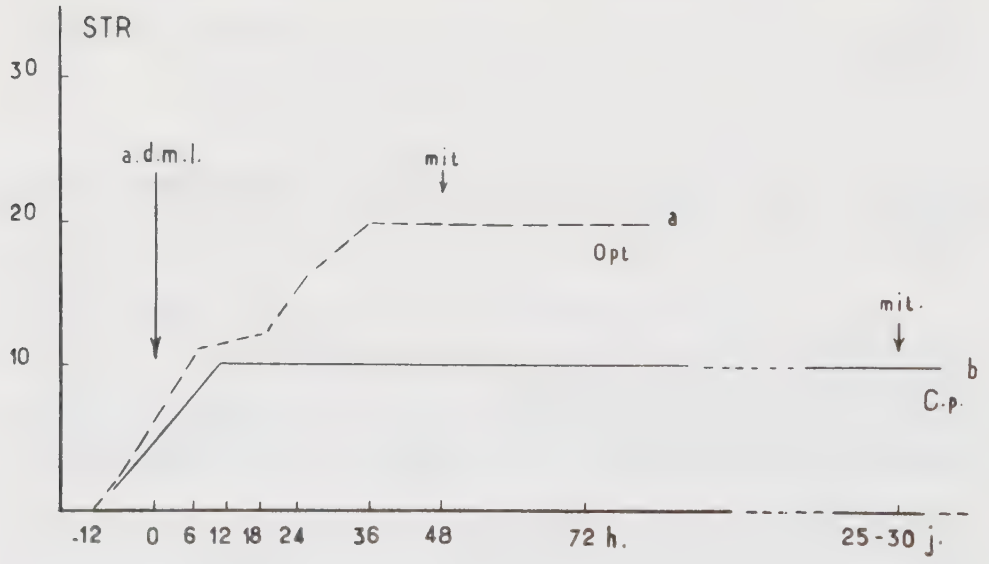


Figure 12 - Graphique comparant les dépôts d'endocuticule (a) d'une larve de l'avant-dernier stade (témoin) et (b) d'une chenille stabilisée à l'état larvaire.

Abscisse : Temps en heures et jours
Ordonnée : Nombre de strates déposées

a.d.m.l. avant-dernière mue larvaire, **cp.** régime sur cire pure, **mit.** mitoses, **opt.** régime optimal sur cire pure et pollen, **str.** strates d'endocuticule.

Stades larvaires		1er	2e	Ante-penul-tième	Penul-tième	Dernier
Diamètre des cellules	A la mue	4,5 - 5 µ	4,5 - 5 µ	5 - 5,4 µ	5 - 5,4 µ	5 - 5,4 µ
	48 heures après la mue	4,5 - 5 µ	6,5 - 7 µ	6,5 - 7 µ	7 - 7,5 µ	7,5 - 8 µ

Tableau 3 - Variation du diamètre des cellules épidermiques au cours des principaux stades larvaires de *Galleria*.

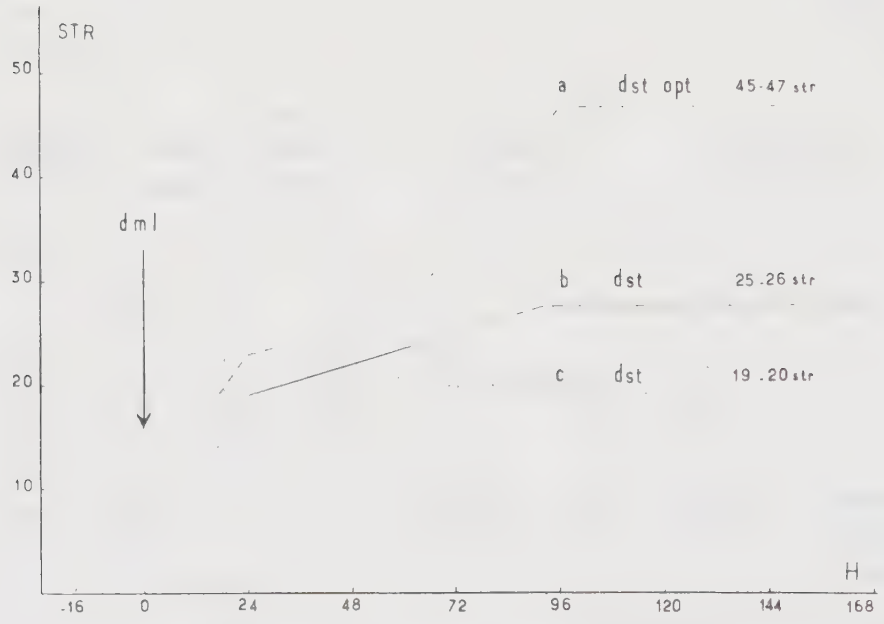


Figure 13 - Graphique comparant les dépôts d'endocuticule pour trois larves du dernier stade : (a) larve dans les conditions optimales d'alimentation (témoin), (b) larve soumise au jeûne protidique seulement après la dernière mue larvaire et (c) larve soumise au jeûne protidique dès la 25e heure après l'avant-dernière mue larvaire.

Abscise : Temps en heures
Ordonnée : Nombre de strates déposées

opt. régime optimal sur cire pure et pollen, **d.m.l.** dernière mue larvaire, **str.** strates d'endocuticules.

B) Eléments cuticulaires des sclérites

Pendant que la cuticule se déplisse et augmente d'épaisseur entre les sclérites cellulaires, ces derniers perdent progressivement leur convexité externe et leur pied s'allonge (Pl. II - 1, 2, 3, p.166). Le microscope électronique nous a montré que la cellule épidermique formait simultanément trois types de structures au niveau des sclérites. La complication ainsi produite nous empêche de séparer, aussi nettement que précédemment, une croissance en surface et une croissance en épaisseur.

Tandis que la périphérie de la surface cellulaire croît et dépose des couches horizontales à structure fibreuse hélicoïdale de superficie croissante, la surface axiale de chaque cellule, qui forme le cône cytoplasmique, s'allonge et secrète des couches verticales cylindriques à structure fibreuse unidirectionnelle qui deviennent de plus en plus hautes et de plus en plus minces (Fig. 5 a, b, p. 46). Cet allongement en profondeur du sclérite, compense régulièrement l'augmentation d'épaisseur de l'endocuticule périphérique. Enfin, la paroi mésocuticulaire externe du sclérite (couche C), augmente de volume essentiellement pendant le ralentissement du dépôt cuticulaire, c'est-à-dire pendant le premier gonflement des couches déjà formées. L'accroissement de volume de cette structure semble donc provenir aussi d'un gonflement secondaire dû à un apport de matériaux complémentaires.

Résultats fondamentaux

- A chaque cycle cuticulaire larvaire de *Galleria,* seule, l'épicuticule acquiert, d'emblée, les dimensions définitives de sa nouvelle surface. Elle se comporte, de ce point de vue, comme l'ensemble des segments des insectes à cuticule rigide. Cette augmentation de la surface épicuticulaire est liée à l'augmentation du nombre des cellules épidermiques et à leur morphologie particulière au moment de ce premier dépôt. Après la mue, l'épicuticule se déploiera, sa surface réelle restant constante.

- Le ralentissement du dépôt endocuticulaire pendant la période post-exuviale (Fig. 12 a, p.102, Fig. 13 a, p.104 et Fig. 14, p.116) divise le cycle secrétoire en deux parties actives ; une phase initiale qui comprend la secrétion pré-exuviale et le début de la secrétion post-exuviale et une phase terminale.(1)

- L'apport de matériaux secondaires, entre les deux phases d'intense secrétion endocuticulaire, et après la phase terminale montrent la complexité et aussi la coordination précise des activités de chaque cellule épidermique qui ne présente aucune phase de repos.

(1) Un calcul simple permet de montrer l'importance quantitative de cette seconde phase du dépôt cuticulaire :

Le volume de l'endocuticule peut être assimilé à celui d'un prisme ou d'un cylindre, dont la surface est celle de la cellule, qui doublera lors de l'extension qui accompagne la période de remaniement séparant les deux phases secrétoires, et la hauteur celle de la cuticule, qui peut être exprimée par le nombre de strates. De ce volume, on doit déduire celui du sclérite qui peut être également simplifié et considéré comme un cône ou un cylindre.

Divers modes de calcul montrent que, pour l'avant-dernier stade, le volume secrété pendant la seconde phase est supérieur au double du volume initial (valeur de l'ordre de 2,30). Pour le dernier stade, le calcul aboutit à une seconde activité de secrétion de 3,4 et 3,5 fois supérieure, en volume, au premier dépôt.

CHAPITRE II

MODIFICATIONS EXPERIMENTALES DE LA SECRETION CUTICULAIRE

Nous étudierons l'action du jeûne protidique sur les larves de *Galleria* en commençant par le cas le plus sévère où l'alimentation normale est remplacée par de la cire pure dès le début de l'avant-dernier stade. Nous exposerons ensuite les résultats fournis par les deux autres cas (cire pure imposée dès l'avant-dernier stade mais seulement après 24 heures d'alimentation normale, et cire pure offerte uniquement pendant le dernier stade) qui tous deux permettent la métamorphose.

A) Action du jeûne protidique dès le début de l'avant-dernier stade

Dans ces conditions, les jeunes larves font des mues surnuméraires sans jamais se nymphoser et peuvent vivre plusieurs mois. Ainsi, une larve pesant 12 à 15 mg, perd du poids très lentement et après une survie de 3 mois (Fig. 11 d, p. 99) atteint environ 10 mg. Cette survie ou stabilisation à l'état larvaire nous fournit un tégument qui se renouvelle sans croissance et qui présente des intermues de 25 à 50 jours au lieu de 3 à 4 pour les larves normales (Fig. 11 a et d, p. 99).

1° L'épiderme

L'étude histologique et l'observation au microscope électronique montrent que les dimensions normales des cellules et de leurs noyaux, juste après la mue, ne sont que très peu ou pas du tout modifiées.

Très tôt après la mue, l'épiderme acquiert son épaisseur minimale caractéristique de la fin du cycle cuticulaire, laissant entrevoir une activité sécrétrice très diminuée. Le cytoplasme, observé au microscope électronique, est très

mince et renferme les organites habituels, mais il paraît réduit à la région apicale d'un épiderme normal de sorte que les noyaux sont voisins de la surface cellulaire où se dépose la cuticule (Pl. XVIII - 1, p.198). Les noyaux sont aplatis et deviennent rapidement digités (Pl. XVIII - 2, p.198). Ils garderont ensuite cet aspect pendant toute la durée du stade (une trentaine de jours) et ne reprendront l'aspect sphérique qu'au moment de la mue suivante. Aucune mitose n'ayant été observée, la taille des chenilles n'ayant pas augmenté et celle des cellules n'ayant pas varié (pas plus que leur nombre), deux hypothèses sont possibles : soit l'absence de mitoses, soit une division fugace et anormale suivie de l'élimination d'une cellule fille. Mais nous n'avons pratiquement pas observé de noyaux pycnotiques. Avant d'acquérir l'aspect digité, les noyaux présentent un espace péri-nucléaire bien visible car il apparaît plus large et surtout beaucoup plus clair que chez les témoins. Le nucléole ainsi que les amas chromatiques semblent non modifiés (Pl. XVIII - 2, p.198). Peu de temps avant l'arrêt de la secrétion épidermique, des figures d'aspect "myelinique" apparaissent à la fois dans les cytoplasmes de l'épiderme et dans ceux du tissu adipeux sous-épidermique (Pl. XVIII - 3, p.198) (1). Ces deux aspects, nucléaire et cytoplasmique, caractéristiques d'un appauvrissement du régime en protide, semblent marquer la fin ou la diminution du taux des réserves directement utilisables.

Enfin, remarquons que les jeûnes protidiques comme les jeûnes absolus suppriment les granules glycogéniques du tissu adipeux sous-épidermique ou empêchent leur formation.

2° L'endocuticule

L'étude histologique montre un appauvrissement général de la cuticule bien que les colorabilités habituelles de ses divers éléments ne soient pas modifiées.

(1) Après des essais de jeûnes absolus qui entraînent la mort des larves, nous avons observé des noyaux également très digités et de nombreuses figures "myeliniques".

A l'aide des coupes semi-fines (1 µ), on observe que la diminution d'épaisseur de la cuticule correspond à une diminution du nombre des couches d'endocuticule qui gardent chacune une épaisseur normale au moment de leur dépôt.

Le tégument d'une larve stabilisée possède déjà 5 à 6 couches juste avant la mue (Tableau 4, p.110, Fig. 12 b, p.102). Cette valeur est très proche de celle du dépôt pré-exuvial d'une larve-témoin de l'avant-dernier stade (Fig. 12 a, p.102). comme de celle de la cuticule complète d'un premier stade larvaire. Après la mue, le nombre maximum de couches reste toujours très faible et de l'ordre de 9 à 10 malgré la longue durée de l'intermue qui peut dépasser cinq semaines (Fig. 12 b, p.102). Ce nombre a pu être contrôlé au microscope électronique sur une exuvie provenant d'une période post-exuviale de 53 jours (Pl. XVIII - 3, p. 198 et tableau 4, p.110).

Ainsi malgré le jeûne protidique, les cellules épidermiques n'ont pas modifié leur phase secrétoire pré-exuviale mais elles ont réduit au plus haut point leur secrétion post-exuviale qui ne comporte plus que 3 ou 4 couches au lieu des quinze couches normales (Fig. 12 a et b, p.102).

D'autre part, l'épaisseur maximale est acquise dès le premier jour suivant la mue : la très longue phase post-exuviale (20-30 ou même 40 jours) correspond à un arrêt de la secrétion épidermique.

La comparaison des cuticules formées par des larves stabilisées ayant subi un nombre différent de mues surnuméraires (1 à 5) et ayant donc survécu plus ou moins longtemps (8 à 131 jours), montre que la secrétion épidermique se stabilise rapidement pour une valeur minimale constante puisque l'épaisseur cuticulaire (9 à 10 couches) reste rigoureusement constante pendant la survie larvaire (Tableau 4, p.110).

Le jeûne protidique ne modifie ni l'épaisseur des couches, ni la périodicité de leur ultrastructure fibreuse hélicoïdale (Pl. XVIII - 1, 3, p.198). D'autre part, comme chez les larves-témoin, on n'observe de sous-cuticule ni pendant la période pré-exuviale ni pendant le début de la période post-exuviale (Pl. XVIII - 1, p.198) ce qui semble confirmer la persistance des vitesses normales de secrétion et d'acquisition des structures définitives. Par contre, les fibres de l'endocuticule sont plus nettes chez les individus soumis au jeûne protidique, ce qui rend la superpo-

N°	Temps d'isolement sur cire pure = durée	Poids en mg lors de la fixation	Nombre de mues sur cire pure	Age du tégument	Nombre de strates d'endocuticule
1	8 jours	14,3	1	0 hres	6 - 7
2	15 jours	17,1	1	15 hres	9 - 10
3	10 jours	18,0	1	25 hres	11
4	15 jours	13,9	1	25 hres	10
5	17 jours	16,9	1	26 hres	10
6	90 jours	15,0	2	18 hres	6 - 7
7	102 jours	12,7	2	21 jours	9 - 10
8	102 jours	10,9	2	32 jours	9 - 10
9	102 jours	13,8	3	53 jours 0 hres	9 - 10 6 - 7
10	131 jours	9,2	3	5 jours	9 - 10
11	131 jours	16,0	4	4 jours	9 - 10
12	102 jours	10,7	5	24 hres	8 - 9
13	131 jours	7,9	5	5 jours	8 - 9

Tableau 4 - Composition du tégument chez des chenilles de *Galleria* stabilisées à l'état larvaire par un jeûne protidique

Le sujet n° 9 a été fixé pendant l'exuviation.

sition des couches plus régulière et leur numération plus facile que chez les larves-témoin. Cette différence est probablement due à une modification du taux de l'un des constituants du complexe chitine-protéine et à une diminution du gonflement des couches après leur dépôt.

Enfin, nous avons pu vérifier que le jeûne protidique n'empêche pas la formation d'une membrane exuviale normale malgré l'arrêt très précoce du dépôt endocuticulaire et la réduction de son épaisseur (Pl. XVIII - 3, p.198). Cette membrane peut donc provenir de n'importe quelle couche d'endocuticule même si elle a été déposée au tout début de la période post-exuviale puisqu'il y a, ici, un grand décalage dans le temps, entre le dépôt de la dernière couche d'endocuticule et sa transformation secondaire en membrane exuviale. Cette observation démontre que ce sont les cellules du nouvel épiderme qui modifient les dernières couches de l'épiderme précédent.

3° Les sclérites cellulaires

Deux variations essentielles apparaissent dans la paroi du pied du sclérite cellulaire.

Comme pour l'endocuticule, les fibres de la structure unidirectionnelle de la couche B sont moins denses et plus nettes que chez les larves-témoin. La continuité des dépôts cuticulaires de chaque cellule est rendue plus apparente (Pl. VI - 1, p.174).

D'autre part, la couche externe du sclérite (couche C), bien individualisée et développée chez les témoins, est pratiquement inexistante. La disparition de cette couche externe donne, au pied du sclérite, l'allure grêle que nous avons observée au microscope photonique.

Bien que l'absence de cette structure coïncide avec l'absence d'étirement post-exuvial, comme le prouve la surface encore plissée de l'exuvie de la chenille stabilisée à l'état larvaire (Pl. XVIII - 3, p.198), nous ne pensons pas qu'elle ait une origine mécanique. Elle provient plutôt d'une modification du pourcentage

des matériaux déposés à ce niveau, notamment ceux qui assurent le gonflement des structures.

B) Action d'un jeûne protidique tolérant la métamorphose

Rappelons que ce régime, appliqué à l'avant-dernier stade permet la réalisation d'une mue larvaire et des mues nymphale et imaginale avec des tailles minimales, (1/20 de la normale environ). Appliqué à la dernière mue larvaire, il permettra, de même, les mues nymphale et imaginale avec des tailles plus importantes (1/3 de la normale environ).

1° - Dans le premier cas, le tégument larvaire possède à la mue, 7 à 8 couches d'endocuticule, nombre voisin de celui des larves normales (Fig. 13 a, et c, p.104). 12 heures après la mue, l'endocuticule présente environ 14 couches. La première phase de secrétion active s'arrête dès ce moment, c'est-à-dire plus tôt que pour les larves témoins (Fig. 13 a et c, p.104). Elle est suivie du ralentissement secrétoire habituel, à la fin duquel (vers la 60ème heure) le cycle secrétoire s'arrêtera sans produire la seconde phase active normale et ne totalisera que 19 à 20 couches.

Tous les constituants tégumentaires normaux se retrouveront dans la nymphe naine mais l'épaisseur totale de la cuticule est deux fois moindre (15 µ pour les mâles et 20 µ pour les femelles). Ici encore cette différence porte essentiellement sur l'endocuticule post-exuviale, l'épaisseur de l'exocuticule restant pratiquement normale.

L'adulte formé par cette nymphe naine, montre tous les types habituels de cellules épidermiques et ses écailles gardent leurs dimensions normales.

2° - Dans le second cas, la durée normale de la première phase du cycle épidermique est conservée et conduit au dépôt d'une quantité de matériaux à peu près normale (Fig. 13 a et b, p.104). Cette première phase se poursuit par le ralen-

tissement habituel. Ensuite, la cellule épidermique ne retrouve plus sa vitesse secrétoire initiale mais elle prolonge de 24 heures environ sa période de faible secrétion (Fig. 13 a et b, p.104) et dépose 25 - 26 strates sans en assurer le gonflement.

Principaux résultats

- Le jeûne protidique le plus précoce, en supprimant la croissance, raccourcit le cycle secrétoire et réduit la quantité d'endocuticule formée alors que la durée de l'intermue est allongée.

- Il réduit ou supprime le gonflement des couches après leur dépôt et empêche la formation des granules glycogéniques du tissu adipeux sous-épidermique.

- Il démontre que les deux phases endocuticulaires du cycle optimal (qui sont normalement décalées, dans le temps, par rapport aux périodes pré et post-exuviales) sont indépendantes et ne paraissent pas avoir la même valeur : la première étant constante et endogène, la seconde facultative et liée aux facteurs de l'alimentation post-exuviale (Fig. 14 p.116). Lorsque la métamorphose est encore possible, les variations de l'épaisseur de l'endocuticule larvaire se retrouvent chez la nymphe. Par contre, les modalités du fonctionnement et les résultats de la différenciation de la cellule épidermique au cours de la métamorphose restent constants.

CONCLUSION

Les résultats quantitatifs de l'étude du dépôt cuticulaire, dans les conditions d'alimentation optimale et de carence protéique, soulignent l'opposition existant entre des mécanismes constants et probablement fondamentaux et des phénomènes variables et contingents.

- L'évolution de la cellule épidermique larvaire en cellule nymphale, puis sa spécialisation en l'un ou l'autre des types de cellules imaginales, se retrouvent identiques à elles-mêmes dans tous les cas tant que la métamorphose reste possible.

- Pour tous les régimes, une continuité ou une étroite coordination cuticule-épiderme persiste. Elle correspond au dépôt successif de l'épicuticule et des strates fibreuses. La durée du dépôt de l'épicuticule et celle d'une strate fibreuse paraissent identiques dans toutes les conditions.

- La différenciation, dans l'espace et dans le temps, des strates fibreuses s'effectue dans tous les cas mais est modifiée par les régimes carencés.

Dans l'espace, ces différenciations, aboutissant aux sclérites cellulaires à la mésocuticule, à l'endocuticule et enfin à la membrane exuviale, se retrouvent dans les diverses conditions mais avec des intensités variables.

Dans le temps, le dépôt des structures fibreuses correspond à deux phases d'inégale valeur, séparées par une période de remaniements. Ces deux phases sont particulièrement nettes au niveau de l'endocuticule larvaire.

La première phase, fondamentale et endogène (Fig. 14, p.116), correspond, pour les deux derniers stades à la période pré-exuviale et au début de la période post-exuviale. Elle se retrouve pratiquement constante pour l'alimentation optimale et pour le jeûne protidique, même dans le cas d'une stabilisation larvaire. Cette première phase fondamentale peut être considérée comme directement liée à l'activité propre de la cellule, elle-même dépendante de l'équilibre hormonal.

La seconde phase, facultative et exogène (Fig. 14, p.116), intervient après l'extension tégumentaire. Contrairement à la première, elle paraît directement liée aux conditions de vie immédiates. Elle peut être diminuée ou complètement supprimée par l'action du jeûne, elle paraît donc facultative.

Notons que le dépôt des strates d'endocuticule de cette seconde phase ne paraît pas plus rapide chez *Galleria* que celui de la phase endogène initiale. Notons aussi qu'un dépôt analogue a été signalé pour le dernier stade larvaire de *Calpodes ethlius* par LOCKE (1965, 1970) qui observe une accélération de l'activité

secrétoire et l'attribue à l'activation des glandes prothoraciques. La disparition de cette seconde phase, chez les larves de *Galleria* précocement soumises au jeûne protidique et capables de muer, permet de douter fortement de son conditionnement par l'ecdysone .

- Entre ces deux phases, la période de remaniement est, elle-aussi, facultative. Elle assure le gonflement de l'endocuticule et la formation de la mésocuticule des sclérites. Elle confirme "l'intussuception" observée par CONDOULIS et LOCKE (1966) pour *Calpodes ethlius*. Elle est réduite ou supprimée par les jeûnes protidiques et doit être considérée comme indépendante des matériaux constitutifs de la structure fibreuse.

Rappelons que ces matériaux complémentaires, ajoutés secondairement, paraissent liés à la présence de glycogène dans le tissu adipeux sous-épidermique.

- Enfin, la formation de la membrane exuviale se retrouve quel que soit l'allongement de l'intermue et même lorsque la phase facultative est complètement supprimée. La secrétion des dernières couches et leur transformation en une structure résistant au liquide exuvial, (activités normalement très proches) sont ainsi dissociées dans le temps ; ceci démontre que la stabilisation de la membrane exuviale est assurée par l'activité initiale du cycle suivant et que les nouvelles cellules apparaissent capables de stabiliser n'importe quelle couche de l'ancienne cuticule même si cette couche résulte de la phase endogène.

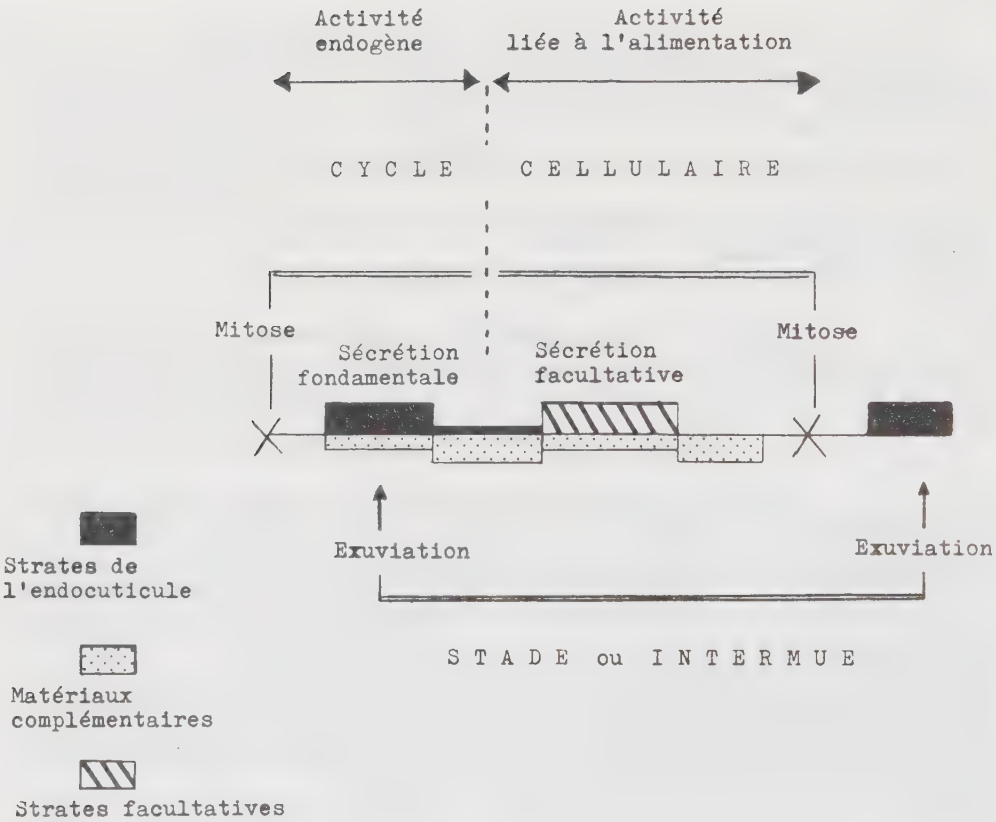


Figure 14 - Graphique résumant les principales phases et représentant les principaux matériaux du cycle endocuticulaire larvaire.

Troisième Partie

ETUDE EXPERIMENTALE DE LA MORPHOGENESE TEGUMENTAIRE CHEZ *GALLERIA MELLONELLA*

INTRODUCTION

Dès 1940, WIGGLESWORTH montre que les sensilles de *Rhodnius* conservent leur orientation primitive lorsqu'il réimplante en le retournant un fragment de cuticule. Chez les Lépidoptères, l'orientation des écailles est également étudiée grâce à des rotations de fragments cuticulaires, par PIEPHO (1945), PIEPHO et MARCUS (1957), puis par MARCUS (1962) : le sens des écailles reste fidèle au sens initial du tégument. Chez *Rhodnius,* l'étude des structures cuticulaires par modification de l'orientation normale est reprise par LAWRENCE (1966) chez *Oncopeltus.*

L'apparition, sur le tégument nymphal de *Galleria,* de deux cuticules voisines très différentes et représentant quatre parties (a, b, c, d) bien reconnaissables (Fig. 7, p 00) nous a paru constituer un terrain de choix pour tenter de modifier expérimentalement les rapports topographiques existant normalement entre les cellules responsables de ces diverses morphologies. Nous avons publié une partie de ce travail (BARBIER, 1965, 1966), tandis que STUMPF (1965, 1966) poursuivait une étude parallèle directement orientée par les travaux de LOCKE (1960). Les

travaux de STUMPF diffèrent des nôtres par trois points principaux :

1 - Nos expériences sont réalisées dès l'avant-dernier stade, celles de STUMPF seulement au dernier stade larvaire. Des résultats personnels obtenus également sur des larves du dernier stade montrent déjà l'existence d'une différenciation et d'une orientation potentielles des éléments tégumentaires. Mais le temps d'évolution est bref et nous avons préféré réaliser ces autogreffes sur des chenilles plus jeunes, au début de l'avant-dernier stade, malgré leur taille plus réduite et les manipulations plus délicates. Ainsi, les cellules du greffon comme celles de l'hôte subissent trois phases mitotiques à l'avant-dernier et au dernier stade larvaire puis au stade nymphal. L'évolution du tégument est donc suivie sur la larve, sur la nymphe et enfin sur l'adulte.

2 - Nous nous sommes attachés à rechercher non seulement les propriétés morphogénétiques à l'intérieur d'un segment mais surtout les différences de compatibilité entre les teguments des divers segments de l'insecte tandis que STUMPF a tenté d'expliquer, chez *Galleria*, le gradient segmentaire observé par LOCKE pour *Rhodnius*.

3 - Le déplacement systématique des cellules a été réalisé par plusieurs types de greffes : nous distinguerons, d'une part, les *autogreffes* qui ont été réalisées avec un seul individu soit sur un seul segment (*autogreffe* simple) ou par échange entre deux segments (*autogreffes* permutées), et, d'autre part, les *homogreffes* réalisées soit entre deux segments homologues (*homogreffe* homologue) soit entre deux segments différents (*homogreffes* hétérologues) de deux individus distincts de même âge.

Les homogreffes permettent des combinaisons plus variées que les autogreffes. Mais ces dernières sont indispensables pour préciser la part de l'opération et celle des interactions cellulaires.

TECHNIQUES

Les greffons réalisés sur des larves de l'avant-dernier stade concernent essentiellement les tergites, mais des expériences complémentaires ont été entreprises sur les sternites. Nous opérons immédiatement après la mue, donc le plus longtemps possible avant les mitoses épidermiques. Les larves sont anesthésiées à l'éther pendant une durée suffisante pour permettre, avant leur réveil, le séchage de la plaie par coagulation de l'hémolymphe. Sans cette précaution, la pression de l'hémolymphe soulève le greffon qui est rejeté. La réussite de l'opération dépend également beaucoup de la rapidité d'exécution car le greffon tend à s'enrouler et à se déshydrater tandis que l'emplacement, fait sur le porte-greffe, se referme. La rapidité de l'opération permet enfin d'éviter l'emploi de RINGER et de tout autre apport extérieur.

Les greffes sont faites, soit en position médio-dorsale sans perforer le vaisseau dorsal, soit en position latéro-dorsale sans léser le stigmate. Le greffon exactement délimité, est un carré de 0,5 mm de côté. Il correspondra, chez la nymphe, a une plage tégumentaire pouvant atteindre, grâce à la croissance, 1 à 1,5 mm de côté Dans tous les cas où aucune indication particulière ne sera précisée, le greffon provient du 5ème segment abdominal larvaire.

Un greffon médio-dorsal correspond à une zone tégumentaire qui, chez la nymphe, est fortement différenciée et hétérogène. Elle présente en plus des tubercules cuticulaires, des reliefs précis et orientés tels que la crête antérieure transversale (zone d'insertion musculaire) qui porte deux sensilles trichoïdes et la crête longitudinale médiane (ligne ecdysiale non fonctionnelle pour les segments abdominaux) (Fig. 15 a et b, p. 120).

Un greffon latéro-dorsal correspond à une zone tégumentaire homogène dépourvue de reliefs ou renfermant la partie latérale de la crête antérieure transversale (Fig. 15 c et d, p. 120).

Les opérations sont contrôlées en surveillant l'aspect du greffon et le comportement de la larve qui doit se réalimenter rapidement. Pour l'ensemble de nos essais expérimentaux, chaque série comprenait, toujours, au minimum, 15 opérations.

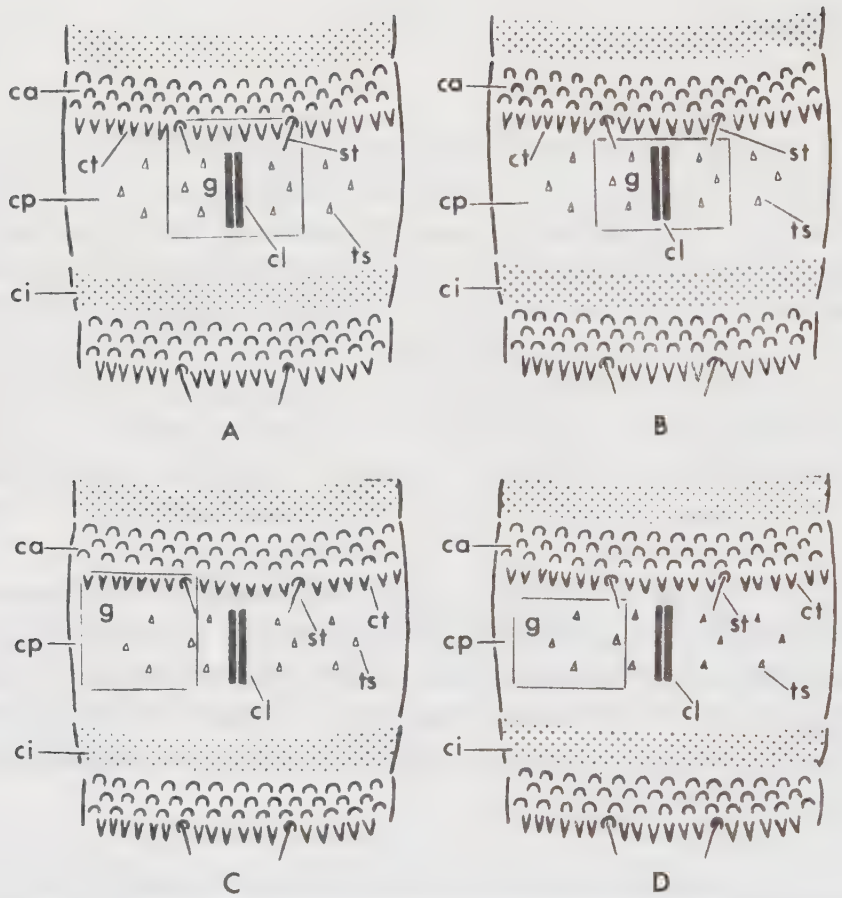


Figure 15 - Positions des greffons médians et des greffons latéraux par rapport aux principales régions segmentaires de la nymphe.

A - Greffon médian contenant la crête médiane longitudinale et la crête transversale antérieure.

B - Greffon médian contenant seulement la crête médiane longitudinale.

C - Greffon latéral contenant la crête transversale antérieure

D - Greffon latéral ne contenant aucune des deux crêtes

ca. cuticule segmentaire antérieure, **ci.** cuticule intersegmentaire, **cl.** crête longitudinale médiane, **cp.** cuticule segmentaire postérieure, **ct.** crête transversale antérieure, **g.** surface du greffon, **st.** sensille trichoïde, **ts.** tubercules segmentaires.

L'exposé systématique de tous les cas d'autogreffes ou d'homogreffes que nous avons réalisés donnerait lieu à trop de redites. Il nous semble plus logique de regrouper ces essais en fonction de trois points essentiels concernant :

- le premier : les effets directs de l'opération ainsi que ceux provenant, éventuellement, des sujets donneur et receveur et de l'emplacement de la greffe ;

- le second : les phénomènes d'interactions cellulaires à l'intérieur d'un unique segment ; les résultats sont obtenus à la suite de la rotation du greffon ;

- le troisième : les phénomènes de compatibilité cellulaire montrant la valeur distincte des cellules des différents segments.

CHAPITRE I

CONSEQUENCES DE L'ACTION OPERATOIRE ET IMPORTANCE DE L'EMPLACEMENT EXACT DE LA GREFFE A L'INTERIEUR DU SEGMENT

A) Propriétés des cellules segmentaires et intersegmentaires

- Les autogreffes simples constituent une expérience témoin pour tous les autres types d'opération en indiquant les réactions que provoque l'opération. Ces greffes présentent un grand pourcentage de reprise (80 °/o).

- Les homogreffes homologues réalisées entre des individus de même âge, concernent le même segment (5ème abdominal) et le même emplacement sur le même tergite. Le pourcentage des reprises est comparables à celui observé pour les autogreffes et approche de 80 °/o. Ces homogreffes constituent d'une part un contrôle important pour les homogreffes hétérologues plus complexes et, d'autre part, permettent de déceler l'action éventuelle du sexe sur la prise du greffon. (1)

1° Autogreffes simples sans rotation du greffon

Les résultats donnés par les reprises du greffon et ceux obtenus après rejet doivent être également analysés.

(1) Le sexe du donneur est déterminé par la présence ou l'absence de la chromatine sexuelle femelle. L'observation est faite au microscope à contraste de phase juste après le prélèvement du greffon. Le sexe du receveur sera déterminé sur la nymphe.

a - Evolution normale du greffon

- Sur la larve du dernier stade, on vérifie facilement que le greffon s'est maintenu et qu'il a mué car son nouveau tégument est toujours dépigmenté et présente un aspect blanc mat nettement distinct de la coloration tégumentaire (1). On observe, en outre, que des sensilles du porte-greffe ont disparu au voisinage du greffon tandis que les sensilles portées par le greffon sont souvent présentes mais de taille toujours plus faible. Le tégument larvaire étant homogène, l'aspect des greffons est identique pour les greffons médio-dorsaux et pour les greffons latéro-dorsaux.

- Sur la nymphe, par contre, où le tégument est hétérogène, les deux positions du greffon donnent des résultats différents mais complémentaires.

. Dans le cas d'un greffon médio-dorsal : (Fig. 15 A et B, p. 120).

Ce dernier présente une superficie normale et des reliefs dont l'orientation est également normale mais les reliefs sont toujours affaiblis et les sensilles, situées à leur place habituelle sont plus grêles (Fig. 16 A, p. 126).

Le porte-greffe présente une zone segmentaire sans modifications notables. Par contre, la zone intersegmentaire, voisine du greffon, s'est étendue vers la région postérieure de celui-ci (Fig. 16 A, p. 00). La double origine des migrations cellulaires permet de conclure que le greffon et le porte-greffe sont tous les deux aptes à reconstituer la zone périphérique lésée par l'opération.

. Dans le cas d'un greffon latéral : (Fig. 15 C et D, p. 120).

Celui-ci ne possède pas la crête médio-longitudinale et ne montre pas de modifications par rapport à un territoire identique non opéré. Par contre, sur le porte-greffe, non seulement la crête médio-longitudinale est affaiblie mais elle est déformée et tournée vers la zone opératoire (Fig. 16 B, p. 126). De même, les tubercules segmentaires sont déplacés vers le greffon. Ces faits confirment l'existence de migrations cellulaires d'origine segmentaires dirigées vers le greffon. Au contraire, les cellules formant le relief de la crête antérieure et transversale du segment du porte-greffe ne réagissent pas aux perturbations opératoires (peut-être à cause de leur rapport

(1) Une étude électronique montre que cet aspect dépigmenté ne correspond à aucune variation d'ultrastructure, les pigments mélaniques sont présents. Il s'agit peut-être d'une variation quantitative des pigments ou d'une différence dans la disposition de l'épiderme vis-à-vis des tissus sous-jacents.

avec les attaches musculaires). Enfin comme pour le greffon médio-dorsal, la zone intersegmentaire, voisine du greffon, s'étend vers celui-ci, en territoire segmentaire (Fig. 16 B, p. 126).

Dans les cas précédents, où les réactions de reconstruction tégumentaires sont minimales, on peut déjà noter les conclusions suivantes : les cellules segmentaires peuvent contribuer à la reconstitution cuticulaire, surtout si elles constituent un relief comme la crête médio-longitudinale, zone où l'épiderme présente une densité cellulaire maximale. Elles sont alors capables de migrer sans se diviser, ce qui entraîne une diminution de leur densité primitive et en même temps, un affaiblissement et un déplacement du relief correspondant. En outre, quel que soit l'emplacement de la zone à forte densité cellulaire (sur le greffon ou sur le porte-greffe), la migration cellulaire vers la zone opérée est toujours possible. Enfin, la réaction des cellules intersegmentaires montre que, contrairement aux précédentes, elles sont capables de se diviser et de migrer, et, ainsi, d'augmenter la surface intersegmentaire primitive, la densité cellulaire de cette zone paraissant rester constante. Enfin, quelle que soit la position du greffon, il présente toujours une pigmentation nymphale normale contrairement à ce que nous observons sur la larve du dernier stade où il est toujours blanc.

b - Résorption partielle ou totale du greffon

- Sur la larve du dernier stade, une plage de tégument de cicatrisation plus ou moins grande recouvre seule toute la zone opératoire ou entoure un minuscule greffon blanc mat. Ce tégument de cicatrisation est bien reconnaissable par son aspect totalement transparent. Enfin, comme dans le cas où le greffon est maintenu, on constate que des sensilles ont disparu mais en plus grand nombre et même sur le segment postérieur au segment opéré. Il semble que ce soient les migrations cellulaires qui, en diminuant la densité cellulaire, empêchent une différenciation normale des cellules trichogènes et tormogènes. Ces observations sont à rapprocher des travaux de WIGGLESWORTH (1940 a) montrant l'action de la densité cellulaire sur l'apparition de nouvelles sensilles [1].

(1) Notons encore que la mise en place normale de chaque sensille peut être également perturbée par les déplacements cellulaires. Ainsi, l'observation d'une sensille située en dehors de sa cupule montre que la cellule trichogène et la cellule tormogène ont été dissociées.

- Sur la nymphe, une reconstruction maximale intervient pour le porte-greffe, et les deux types de réactions déjà observées lorsque le greffon est conservé se trouvent beaucoup plus accentuées :

- L'affaiblissement du relief de la crête médio-longitudinale et aussi son déplacement vers le greffon sont très prononcés. Toute trace du relief normal peut même disparaître. De plus, dans les cas d'une greffe médiane, la crête médio-longitudinale du segment postérieur au segment opéré, a quelquefois un relief également diminué (Fig. 16 C, p. 126).

- L'extension de la zone intersegmentaire vers le bord postérieur du greffon est également plus importante (Fig. 16 C, p. 126). Il y a non seulement une augmentation du nombre de cellules mais elles peuvent être plus grandes que les cellules intersegmentaires normales.

- Enfin, lorsqu'un tégument de cicatrisation (totalement transparent et dépourvu de structures larvaires), est apparu sur la larve, un tégument parfaitement identique se forme également chez la nymphe et même chez l'adulte.
Des cellules larvaires d'origine énigmatique (elles ne proviennent très probablement pas de l'épiderme), peuvent donc se différencier rapidement en cellules épidermiques qui acquièrent un cycle synchrone du cycle normal ; elles peuvent se diviser et secréter une cuticule à chaque mue mais restent incapables de produire les matériaux nécessaires à la formation des sclérites larvaires, des sclérites nymphaux et des écailles imaginales.
Ceci montre une différence fondamentale entre ces cellules de cicatrisation et les cellules issues de l'épiderme et capables de régénérer le tégument normal éventuellement par un simple phénomène d'extension.

2° Homogreffes homologues sans rotation du greffon

Pour ces essais, le territoire d'implantation et la structure tégumentaire du greffon se correspondent exactement. Les polarités des cellules du greffon sont conservées par rapport à celles du porte-greffe.

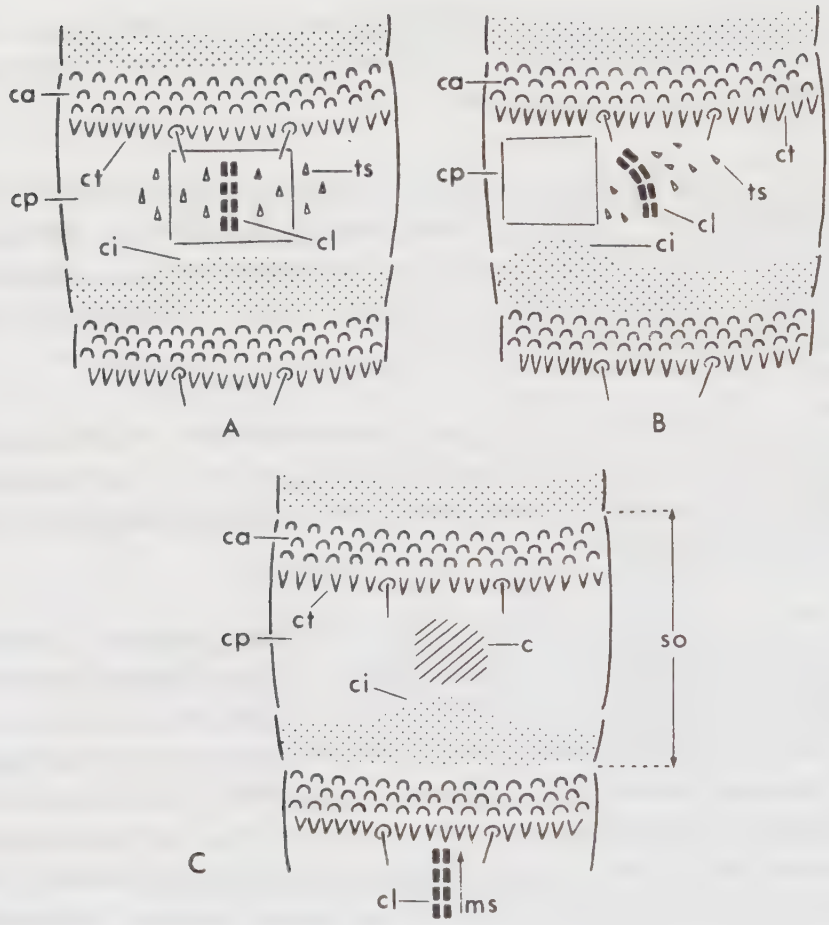


Figure 16 -

A - Résultat d'une autogreffe médio-dorsale sans rotation du greffon : réactions épidermiques du tégument nymphal.

B - Résultat d'une autogreffe latérale sans rotation du greffon : affaiblissement et déviation de la crête longitudinale médiane.

C - Résultat d'une autogreffe médio-dorsale avec disparition du greffon.

c. cicatrisation sur le segment opéré après rejet ou mort du greffon, **ca.** cuticule segmentaire antérieure, **ci.** cuticule intersegmentaire, **cl.** crête longitudinale, **cp.** cuticule segmentaire postérieure, **ct.** crête transversale, **ms.** migrations des cellules du segment postérieur au segment opéré, **so.** segment opéré.

Dans tous les cas, (donneur et porte-greffe de même sexe ou de sexes opposés), les résultats sont identiques à ceux fournis par les autogreffes (même pourcentage de reprises, mêmes réactions tégumentaires). Ces résultats nous permettent de négliger une éventuelle influence sexuelle dans toutes les homogreffes suivantes.

B) Rôle du territoire à l'intérieur d'un segment

Les greffons, provenant toujours du 5ème segment abdominal, sont transplantés en divers points du segment homologue d'une autre larve. Les pourcentages de reprise qui sont de 60 - 70 °/o dans les deux premières séries, passent à 40 °/o dans la troisième.

1° Tégument intersegmentaire placé en territoire segmentaire

Le tégument intersegmentaire dont la cuticule est souple et dont les cellules se multiplient activement lors des greffes, n'est pas rejeté et se développe très normalement au centre du territoire segmentaire rigide (Fig. 17 A, p. 129).

2° Tégument segmentaire placé en territoire intersegmentaire

Dans ce cas, inverse du précédent, la cuticule segmentaire dure et rigide, mue et croît normalement sur la zone intersegmentaire souple (Fig. 17 B, p. 129).

Les résultats de ces essais confirment que la nature différente du territoire ne semble empêcher ni la prise, ni la croissance du greffon. De même, les qualités mécaniques différentes pour le greffon et le porte-greffe ne semblent intervenir si ce n'est dans la pratique opératoire qui est plus facile lorsque les téguments rapprochés possèdent la même résistance.

3° Greffon sternal implanté sur le tergite avec une orientation normale

Nos essais montrent tout d'abord qu'il y a un plus grand nombre d'échecs qu'avec des homogreffes homologues et même hétérologues impliquant deux tergites. Cependant, les greffes réussies indiquent que les caractères du sternite sont conservés, aussi bien pour la nymphe, où l'on reconnaît la crête transversale antérieure qui est un peu différente de celle du tergite, que pour l'adulte dont les écailles sternales, plus claires que celles du tergite, sont aisément reconnaissables.

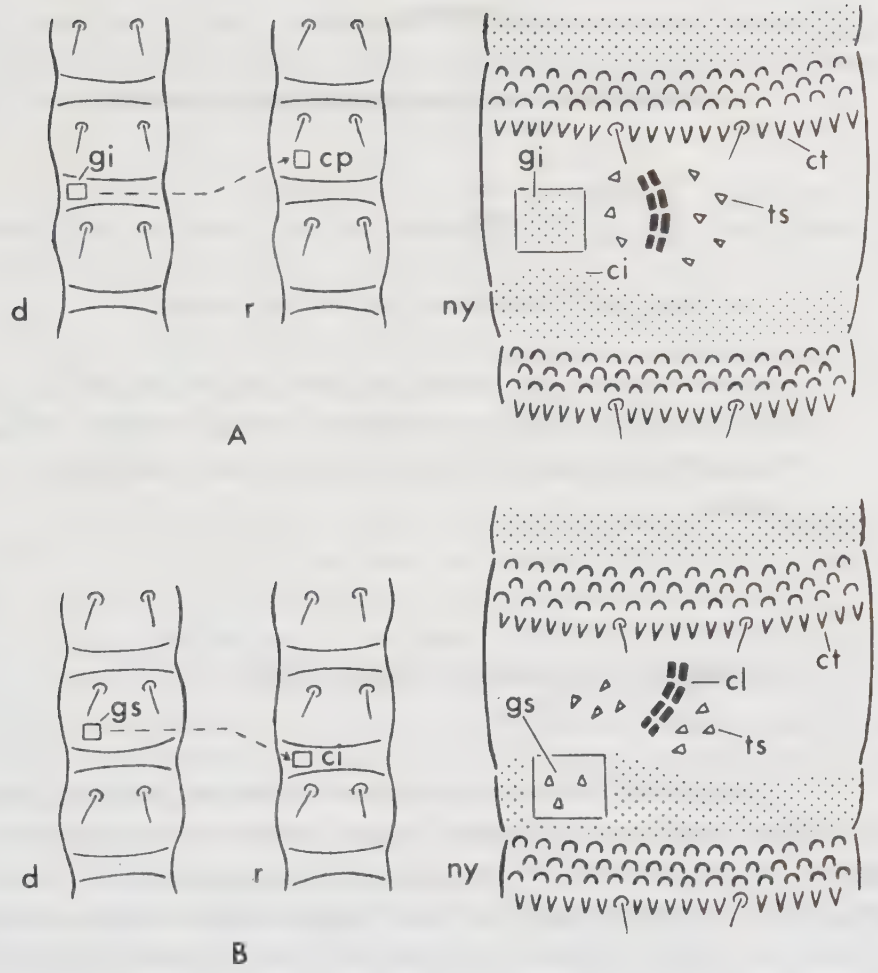


Figure 17 -

A - Homogreffes homologues : transfert de tégument intersegmentaire dans le territoire segmentaire du même segment.

B - Homogreffes homologues : transplantation de tégument segmentaire en territoire intersegmentaire du même segment.

d, donneur) Larves de l'avant-dernier stade
r, receveur) venant de muer

ny, résultats obtenus chez la nymphe.

ci. cuticule intersegmentaire, **cl.** crête longitudinale, **cp.** cuticule segmentaire postérieure, **ct.** crête transversale, **gi.** greffon intersegmentaire, **gs.** greffon segmentaire, **ts.** tubercule segmentaire.

CHAPITRE II

PHENOMENES D'INTERACTIONS CELLULAIRES

Ces essais sont réalisés avec les greffes suivantes :

- Autogreffes simples avec rotation du greffon de 90 ou 180°
- Homogreffes homologues avec rotation du greffon de 90 ou 180°
- Homogreffes homologues d'un greffon sternal placé, après rotation, sur le tergite.

A) Autogreffes ayant subi une rotation de 90°

Une première rupture de l'orientation normale des cellules est obtenue avec des greffons médio-dorsaux contenant la zone présomptive de la crête médio-longitudinale, les uns tournés de 90° vers la gauche, et les autres de 90° vers la droite. D'autres greffons, un peu plus grands, ont aussi englobé la partie centrale de la zone présomptive de la crête antérieure transversale et même une partie du territoire segmentaire (zone a) situé au-delà de ce relief (Fig. 15 A, p. 120).

1° Observation de la nymphe

Comme dans toutes les expériences précédentes, la crête médio-longitudinale se forme sur le greffon nymphal mais présente un relief affaibli et possède, en outre, une direction transversale (Fig. 18 A et B, p. 132). Lorsque le greffon contenait la zone présomptive de la crête antérieure transversale, celle-ci, comme la précédente, apparaît sur le greffon nymphal mais elle est orientée

longitudinalement et située à gauche ou à droite selon le sens de la rotation du greffon. En outre, contrairement à ce que nous observons pour la crête médio-longitudinale, son relief n'est pas affaibli (Fig. 18 A et B, p. 132).

Sur le porte-greffe et tout autour du greffon, la crête antérieure transversale, les tubercules cuticulaires segmentaires et les cellules intersegmentaires sont modifiés.

- Lors d'une rotation de 90°, à gauche ou à droite, les phénomènes suivants, identiques et symétriques, se produisent (Fig. 18 A et B, p. 132, Pl. XIX - 1 et 2, p. 200).

Pour une rotation à gauche du greffon par exemple, la région gauche de la crête antérieure transversale restée sur le porte-greffe, s'infléchit et s'allonge à gauche du greffon en tendant à rejoindre normalement le secteur qui est maintenant en position longitudinale sur le greffon. Son bord latéral droit, également resté sur le porte-greffe, se reconstitue et se dirige vers la partie (ex-droite) que le déplacement du greffon a rendue antérieure. De plus, les tubercules segmentaires du côté droit sont déplacés vers l'avant tandis que les tubercules du côté gauche sont déplacés vers l'arrière.

Soulignons que lors d'une rotation de 90° à droite, tous ces déplacements ou réactions du porte-greffe sont exactement symétriques. Ces résultats montrent donc l'existence d'une liaison ou d'un équilibre transversal des cellules épidermiques.

Enfin, les cellules intersegmentaires postérieures au greffon, suivent également la rotation et s'avancent vers la droite ou la gauche selon son sens (Fig. 18 A et B, p. 132, Pl. XIX - 1 et 2, p. 200). Elles semblent donc être entraînées par le déplacement des cellules qui les précèdent dans l'épiderme, indiquant l'existence d'un équilibre longitudinal des cellules. Cet équilibre complexe entre les cellules segmentaires et intersegmentaires tend à persister malgré leurs caractéristiques morphologiques et physiologiques différentes. Par contre, lors de la rotation de 90° d'un greffon qui ne contient pas la zone présomptive de la crête antérieure transversale, cette dernière n'est pratiquement pas modifiée par les phénomènes de reconstructions pourtant très proches.

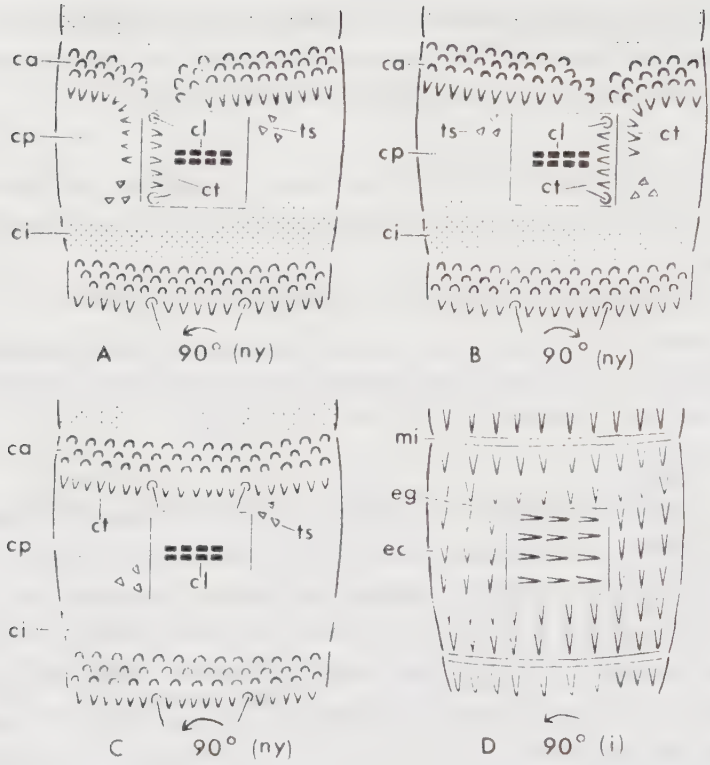


Figure 18

A Résultats obtenus sur la nymphe par une autogreffe médiane possédant à la fois la crête longitudinale et la crête transversale après une rotation de 90° vers la gauche de l'insecte.

B Résultats obtenus sur la nymphe par une autogreffe médiane possédant comme précédemment les deux crêtes longitudinale et transversale mais après une rotation de 90° vers la droite.

C Résultats obtenus sur la nymphe par une autogreffe médiane possédant seulement la zone présomptive de la crête longitudinale après une rotation de 90° sur la gauche.

D - Résultats obtenus sur l'adulte par une autogreffe après rotation de 90° à droite.

ca. cuticule segmentaire antérieure, **ci.** cuticule intersegmentaire, **cl.** crête longitudinale, **cp.** cuticule segmentaire postérieure, **ct.** crête transversale, **ec.** écailles du porte-greffe, **eg.** écailles du greffon, **i.** imago, **mi.** membrane intersegmentaire, **ny.** nymphe **ts.** tubercule segmentaire.

Les cellules de la crête antérieure ne sont pas entraînées par le déplacement des cellules voisines (Fig. 18 C, p. 132). De plus, rappelons qu'elles régénèrent facilement le relief éventuellement détruit par une opération.

Ces résultats confirment ceux obtenus avec les autogreffes sans rotation : le comportement des cellules de la crête transversale antérieure (grande stabilité, absence de migrations cellulaires et facilité de régénération) est à opposer à celui des cellules de la crête médiane longitudinale (migrations cellulaires, affaiblissement, déplacement et même disparition du relief correspondant).

La zone segmentaire située en avant de la crête transversale, (zone a, Fig. 7, p. 000) est également très stable et semble former, avec ce relief, une seule unité morphologique. La partie centrale du segment (zone c, Fig. 7, p. 57), semble, par contre, constituée des deux parties latérales symétriques qui se rejoignent en formant la ligne ecdysiale médiane. En effet, dans certaines expériences où l'emplacement du greffon comprend exactement la moitié de la zone présomptive de la crête médio-longitudinale, le rejet de ce greffon permet l'observation suivante : seul le côté opéré a réagi en formant un tégument de cicatrisation, tandis que le côté opposé est resté parfaitement normal et limité, vers le centre du segment, par sa propre demi-ligne ecdysiale. Par conséquent, aucune partie de ce territoire latéral n'a contribué à la reconstruction tégumentaire du côté opposé. Ceci est contraire a ce qui se passe habituellement lorsque l'emplacement englobe complètement ou n'englobe pas du tout la crête médiane (Fig. 19 A et B, p. 134).

Ce dernier résultat précise la valeur de l'équilibre cellulaire transversal qui possède une ligne de rupture passant par l'axe de la ligne ecdysiale qui n'est pas fonctionnelle à ce niveau. Elle correspond à une sorte de frontière médiane où s'opposent les éléments cellulaires de chaque moitié latérale du segment.

2° Observation de l'adulte

Chez l'adulte, les greffons ayant subi une rotation de 90° portent des écailles orientées transversalement, leur extrémité est tournée vers la droite ou la gauche selon le sens de rotation du greffon (Fig. 18 D, p. 132). De plus, sur le

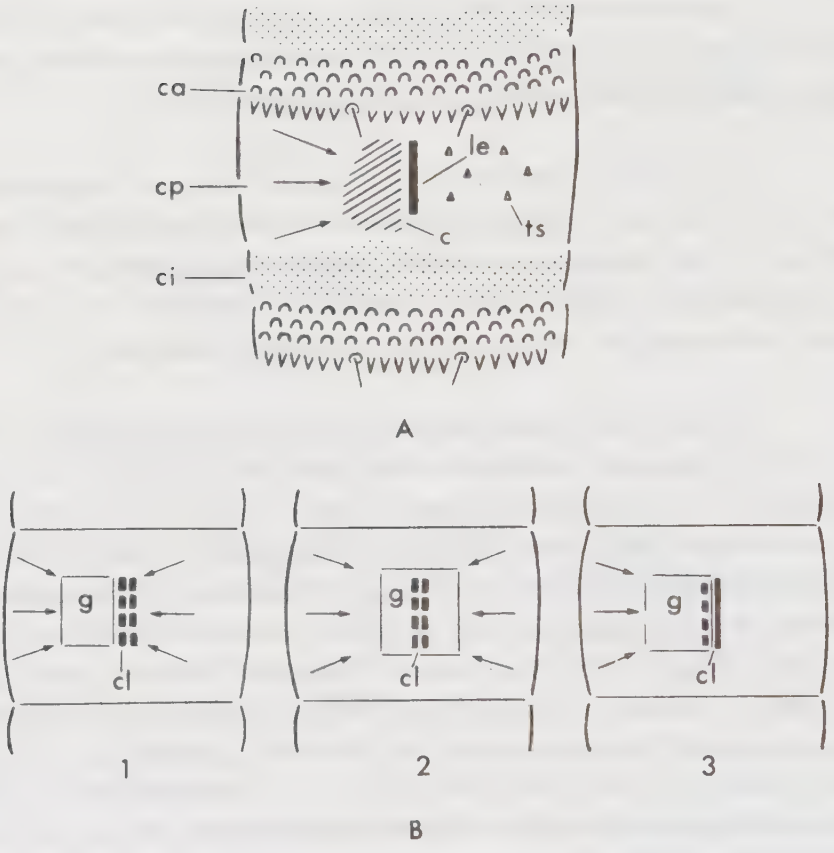


Figure 19 -

A - Résultats obtenus sur la nymphe après disparition d'un greffon latéro-médian qui englobait la moitié gauche de la crête longitudinale.

B - 1, 2, 3, schémas résumant le sens des migrations segmentaires du porte-greffe en fonction de la position du greffon par rapport à l'axe médian du segment (ligne ecdysiale longitudinale).

Les flèches indiquent le sens des migrations cellulaires.

c. tégument de cicatrisation, **ca.** cuticule segmentaire antérieure, **cl.** crête longitudinale, **cp.** cuticule segmentaire postérieure, **ci.** cuticule intersegmentaire, **g.** greffon, **le.** demi-ligne ecdysiale droite, **ts.** tubercule segmentaire.

porte-greffe, les écailles voisines du greffon sont plus ou moins désorientées dans le sens de la rotation du greffon. Ceci montre que l'équilibre cellulaire transversal persiste au stage imaginal et que le sens de secrétion des écailles est également prédéterminé depuis, au moins, l'avant-dernier stade.

Les potentialités, nymphales et imaginales, des cellules épidermiques apparaissent donc très précocement fixées (début de l'avant-dernier stade larvaire). Les greffes montrent que ces potentialités ne sont pas transformées par la modification de la place qu'auraient dû occuper normalement ces cellules dans le segment.

B) Autogreffes avec une rotation de 180° du greffon

Les résultats les plus intéressants sont fournis par des greffons médians légèrement rectangulaires qui englobent en plus de la crête médio-longitudinale, le centre de la crête antérieure transversale et une partie de la zone intersegmentaire postérieure. L'évolution sur la larve n'offre rien de particulier.

1° Sur la nymphe

La zone intersegmentaire postérieure occupe l'emplacement de la crête transversale antérieure, et, inversement, le fragment de la crête antérieure occupe le territoire intersegmentaire postérieur (Fig. 20 A, p. 137 et Pl. XIX - 3 et 4, p. 200). Ces deux régions tégumentaires très différentes se sont développées normalement malgré la désorientation des cellules et leur emplacement anormal. Les bords de la crête antérieure, restés sur le porte-greffe, n'ont pu se rejoindre à cause du tégument intersegmentaire interposé par le greffon. En outre, la partie centrale de la crête transversale du greffon présente un relief bien rectiligne, normalement développé et portant ses deux sensibles caractéristiques (Fig. 20 A, p. 137). Enfin, sur le porte-greffe, les tubercules cuticulaires ne sont pas déplacés comme c'est le cas pour les rotations de 90° du greffon, ce qui montre une réaction faible ou nulle des cellules du porte-greffe.

2° Sur l'adulte

Les écailles du greffon ont conservé leur orientation primordiale. Elles sont donc parfaitement inversées et dirigées vers l'avant (Fig. 20 B, p. 137). La périphérie du greffon présente beaucoup moins d'écailles ayant une orientation modifiée que dans le cas d'une rotation de 90° du greffon. La désorientation faible ou nulle à la périphérie du greffon paraît due à l'importance de l'éloignement des cellules normalement voisines. De plus, en opérant sur les larves de l'avant-dernier stade est non du dernier comme l'ont fait LOCKE chez *Rhodnius* (1959, 1966) et MARCUS chez *Galleria* (1962), le greffon bénéficie, au cours de cette période plus longue, d'une importante croissance en surface qui accentue l'éloignement des zones complémentaires du greffon et du porte-greffe (1).

(1) Signalons, ici une réaction identique à celle qu'ont observée LOCKE (1960) et MARCUS (1962) et qui a été interprétée par ces auteurs en fonction de ce qui nous semble un artefact opératoire. Pour des reprises incomplètes, quelques greffons, au lieu d'avoir une croissance normale deviennent très petits et arrondis. Leurs cellules produisent une structure cuticulaire atypique. Sur la nymphe, les tubercules cuticulaires forment une spirale ou des cercles concentriques et la crête transversale, si elle est présente, est plus ou moins circulaire (Fig. 20 C, p. 137). Sur le papillon, les écailles du greffon sont apparemment disposées en spirale (Fig. 20 D, p. 137). Ayant obtenu de telles figures aussi bien après des rotations de 90 ou 180° du greffon, qu'avec des greffes non désorientées, nous ne pensons pas qu'elles soient spéciales aux rotations de 180°. Lorsque cette structure apparaît après rotation du greffon, celui-ci ne provoque aucune réorientation des cellules du porte-greffe. Nous pouvons donc admettre, comme LOCKE, que la greffe s'est trouvée isolée de l'influence du porte-greffe. Mais cette structure ne répond probablement pas à la curieuse symétrie radiaire de type oursin évoquée par MARCUS. Ces dispositions circulaires ou spirales nous paraissent provenir d'une extension du choc qui se manifeste toujours à la limite greffon-porte-greffe, et qui se trouve amplifiée par la petite taille ou le faible développement du greffon.

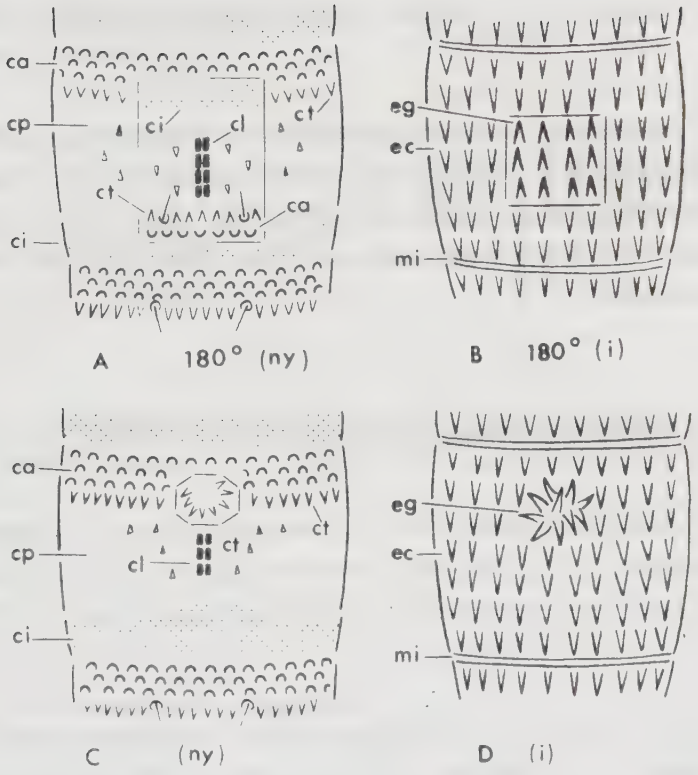


Figure 20 -

A - Résultat obtenu sur le tégument nymphal après rotation de 180° d'une autogreffe larvaire comprenant les zones présomptives de la crête médio-longitudinale, de la crête transversale antérieure et d'un fragment de cuticule intersegmentaire antérieure.

B - Résultat obtenu sur le tégument imaginal après rotation de 180° d'une autogreffe larvaire.

C - Résultat obtenu sur la nymphe après rotation ou non, d'un greffon larvaire dont la croissance ne s'est pas effectuée normalement.

D - Résultat correspondant à un développement atypique identique au précédent mais observé sur le tégument imaginal.

ca. cuticule segmentaire antérieure, **ci.** cuticule intersegmentaire, **cl.** crête longitudinale, **cp.** cuticule segmentaire postérieure, **ct.** crête transversale, **ec.** écailles du portegreffe, **eg.** écaille du greffon, **i.** imago, **mi.** membrane intersegmentaire, **ny.** nymphe.

C) Homogreffes homologues avec une rotation de 90° du greffon

Les résultats répètent et confirment ceux obtenus pour les auto-greffons après rotation de 90°. Même lorsque les cellules épidermiques n'appartiennent pas au même individu, leurs interactions existent. Les réactions qui en découlent tendent à rétablir les équilibres cellulaires perturbés et provoquent les modifications de reliefs déjà décrites.

D) Homogreffon sternal, inversé de 180° et placé sur le tergite

Dans ce cas plus complexe, le pourcentage de reprises parfaites est faible. Cependant, les greffes réussies montrent que les cellules sternales, même désorientées de 180°, se développent et muent normalement sur le territoire d'un tergite.

Chez l'adulte, les écailles sternales peu pigmentées rendent le greffon bien reconnaissable. Elles possèdent une orientation inversée, dirigée vers l'avant du papillon. Ce résultat est conforme à ceux obtenus par la rotation des tergites.

DISCUSSION

Les expériences de désorientation des cellules épidermiques montrent nettement l'existence d'interactions cellulaires importantes. Elles se manifestent par la présence, dans chaque segment, d'un équilibre cellulaire transversal et d'un équilibre cellulaire longitudinal. Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenus par LOCKE (1960) pour *Rhodnius* et qu'il résume en invoquant un gradient segmentaire.

Par contre, nos résultats sont en désaccord avec l'hypothèse de STUMPF (1965) selon laquelle, il existerait une substance de concentration variable

le long du segment "substance gradient" responsable de la morphogenèse des divers reliefs tégumentaires (zones a, b, c et d, Fig. 6, p. 50).

Dans une première série d'expériences (1965, 1966) STUMPF éloigne la crête transversale de son emplacement normal par des autogreffes avec rotation de 180° du greffon. Le greffon présente une crête postérieure courbe, dont la convexité est tournée vers l'arrière, et une nouvelle crête a remplacé, vers l'avant, la partie antérieure manquante. Ceci ne suffit pas à prouver l'existence d'une concentration dégressive d'une "substance gradient" de l'avant vers l'arrière du segment. En effet, la crête postérieure a persisté et sa courbure peut s'expliquer : nous obtenons pratiquement toujours une courbure de la crête transversale, que celle-ci soit longitudinale, pour des rotations de 90° ou transverse pour des rotations de 180°. Cette courbure provient d'un choc opératoire ou d'une perte de cellules plus grand dans les angles du greffon.

De plus, en 1969, le même auteur transplante les cellules voisines des cellules de la crête transversale sur le 4ème segment qui n'en possède pas. Il obtient un fragment de crête transversale. L'induction de la crête transversale nous paraît difficile à accepter : il est impossible de savoir si le prélèvement larvaire ne contenait que des cellules voisines de la crête et, de plus, il faudrait vérifier que ces dernières ne sont pas également capables de produire ce relief en n'importe quel point du segment.

CHAPITRE III

PREDETERMINATION DES CELLULES EPIDERMIQUES ET COMPATIBILITE CELLULAIRE ENTRE LES DIVERS SEGMENTS

Les déplacements cellulaires ont été envisagés par les deux techniques des autogreffes permutées et des homogreffes hétérologues.

A) Permutation de deux autogreffes

Sur le même animal, nous prélevons deux greffons, l'un sur le 1er ou le 2ème segment abdominal, l'autre sur le 5ème. Nous transplantons le greffon postérieur en position antérieure et vice-versa (Fig. 21 A, B, C, p. 141). La double opération provoque une importante mortalité (50 °/o) et parmi les larves qui survivent, une double réussite des greffes est rare. La reprise du greffon implanté en avant est la plus fréquente (Fig. 21 B, p. 141).

Malgré l'intérêt théorique de cette méthode, nous ne décrirons pas les résultats peu nombreux obtenus par des autogreffes permutees car ils ne diffèrent en rien de ceux fournis par les séries importantes d'homogreffes heterologues.

B) Homogreffes hétérologues

Ces greffes comportent la transplantation d'un greffon sur un segment différent du segment d'origine.

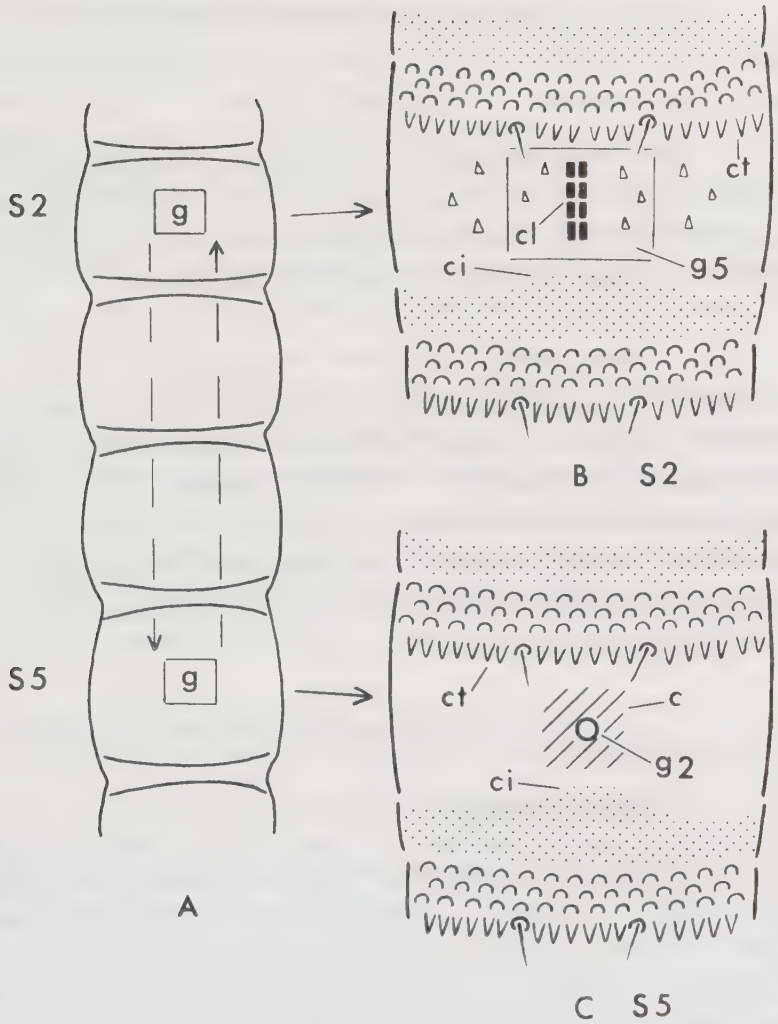


Figure 21 -

A - Larve de l'avant-dernier stade : permutation de deux autogreffons entre les segments abdominaux 2 et 5.

B - Segment nymphal n° 2 : greffon issu du segment n° 5, transplanté sur le segment n° 2.

C - Segment nymphal n° 5 : greffon issu du segment n° 2, transplanté sur le segment n° 5.

c. cuticule de cicatrisation, **ci.** cuticule intersegmentaire, **cl.** crête longitudinale, **ct.** crête transversale, **g.** greffon.

1° Greffons issus de divers segments et placés toujours sur le même segment.

Nous avons transplanté sur le 5ème segment abdominal de la larve de l'avant-dernier stade, des greffons issus, d'une part, des segments thoraciques et des segments abdominaux antérieurs au segment d'implantation et, d'autre part, des segments abdominaux postérieurs au segment d'implantation.

La grande stabilité et la facile régénération du relief de la crête transversale n'étant pas favorables pour apprécier la présence ou l'absence de migrations cellulaires segmentaires, tous les greffons sont prélevés dans la région médio-dorsale des segments des chenilles et renferment seulement la zone présomptive de la crête médio-longitudinale nymphale (ligne ecdysiale). Comme dans les expériences antérieures, ce relief indiquera si les homogreffons hétérologues participent aux reconstitutions qui assurent leur fixation sur le porte-greffe (relief atténué, déformé ou même supprimé).

a - Greffons issus des segments antérieurs au segment receveur

- Greffons thoraciques :

Les greffons thoraciques acquièrent un tégument nymphal très convexe et surélevé par rapport à la surface du porte-greffe. Cette convexité est variable selon l'origine du greffon et elle augmente avec l'éloignement relatif des segments donneur et receveur. Lors de l'implantation sur le 5ème segment abdominal, les cellules épidermiques thoraciques sont d'autant plus repoussées par le porte-greffe abdominal qu'elles appartiennent à un segment plus antérieur. Un greffon issu du prothorax donne, chez la nymphe, une sorte de champignon (Fig. 22 A, B, C, p. 145 et Pl. XX - 1, 2, 3 et 4, p. 202). Dans ce cas, le greffon ne correspondra plus, chez la nymphe, à la surface de son implantation, sa base étant quelquefois réduite à une sorte de pédoncule. De plus, il n'a pas participé aux reconstitutions tégumentaires comme le montre sa crête médio-longitudinale parfaitement formée (Fig. 22, A, B, C, p. 145 et Pl. XX - 2, 3, 4, p. 202). L'observation du porte-greffe confirme qu'il a effectué, seul, l'importante reconstitution cuticulaire nécessaire. On observe les deux types de réactions maximales déjà indiquées pour le cas des greffes négatives ; extension postéro-antérieure du tégument intersegmentaire et affaiblissement en même temps que déplacement des reliefs segmentaires vers le greffon (Fig. 22 C, p. 145).

De plus, deux réactions complémentaires se produisent : d'une part, la formation d'un tégument de cicatrisation qui relie les téguments du greffon et du porte-greffe (Fig. 22 A, p. 145) et d'autre part, un affaiblissement du relief de la crête médio-longitudinale sur le segment postérieur au segment opéré (Fig. 22 B, p. 145). Cette dernière observation affirme l'existence d'un équilibre cellulaire longitudinal et en précise le sens puisque les cellules épidermiques se déplacent seulement dans le sens postéro-antérieur. Rappelons que les cellules intersegmentaires, lorsqu'elles se multiplient se déplacent également vers l'avant de l'animal.

Un aspect très typique est obtenu lorsque le greffon est placé latéralement, la zone de la crête médio-longitudinale du porte-greffe demeure en place et le greffon produit, chez la nymphe, une seconde crête parallèle à la première. La comparaison de leurs reliefs confirme que seul le receveur réagit après l'opération en assurant les reconstitutions nécessaires. En effet, la crête du porte-greffe présente un relief affaibli et une torsion dirigée vers la zone opératoire tandis que la crête du greffon est constituée et orientée très normalement (Fig. 22 C, p. 145).

- Greffons abdominaux prélevés sur les segments 1, 2, 3 et 4 :

Les greffons issus des segments abdominaux 1, 2, 3 et 4 sont moins repoussés par le 5ème segment abdominal que les greffons d'origine thoracique. Comme pour les greffons thoraciques, l'évolution est d'autant plus remarquable que le greffon est prélevé sur un segment plus antérieur. Le secteur de tégument nymphal constitué par le greffon sera d'autant plus normal que le segment qui a fourni le greffon sera plus proche du 5ème abdominal. Le greffon sera toujours plus convexe que celui obtenu avec une homogreffe homologue.

b - Greffons issus des segments postérieurs au segment receveur : segments abdominaux 6, 7, 8.

Les greffons provenant des 6ème, 7ème et 8ème segments abdominaux et placés sur le 5ème segment, présentent une évolution opposée à celle de tous les greffons précédents. Ils donneront un greffon nymphal plus aplati que le tergite

normal (Pl. XXI - 1, 2, 3, 4, p. 204 et Fig. 22 D, p. 145). L'activité et le grand développement du greffon correspondent à une très faible réaction de la part du receveur. A l'inverse des cas précédents, la réaction est d'autant plus faible que le greffon provient d'un segment plus postérieur et elle est minimale pour le huitième. Le territoire du greffon semble alors s'étaler sur le porte-greffe. A cette croissance et à cet aplatissement du greffon correspond, pour le porte-greffe, une absence de migration cellulaire segmentaire indiquée par le relief normal de la crête médio dorsale et aussi par la morphologie normale des sensilles.

Et dans tous les cas (greffons thoraciques et greffons abdominaux antérieurs et postérieurs) chez l'adulte, nous vérifions que les cellules du greffon ont conservé leurs potentialités initiales. Par exemple, un greffon d'origine thoracique, garde des écailles blanches qui tranchent sur les écailles grises du segment receveur. De même, lorsque le greffon est issu du 9ème tergite abdominal femelle, le papillon porte curieusement, sur le 5ème tergite, un manchon d'ovipositeur avec ses sensilles caractéristiques.

Les actions réciproques du greffon et du porte-greffe réalisées par cette première série sont donc différentes pour les diverses combinaisons d'homogreffes hétérologues. Les greffons apparaissent plus ou moins acceptés ou repoussés suivant leur origine. L'hypothèse d'une action particulière du territoire correspondant au 5ème segment peut-être levée par la série complémentaire d'essais suivants.

2° Greffon issu du 5ème segment et implanté sur les segments abdominaux extrêmes (1er et 8ème)

Les résultats sont moins spectaculaires que pour les combinaisons précédentes : la forme du greffon est normale lorsqu'il est placé sur le 1er segment abdominal. Elle est un peu plus convexe que la normale lorsqu'il est transplanté sur le 8ème segment.

Dans les deux cas le relief de la crête médiane dorsale du greffon, normalement peu développé sur le 5ème abdominal, ne présente pas de modifications importantes.

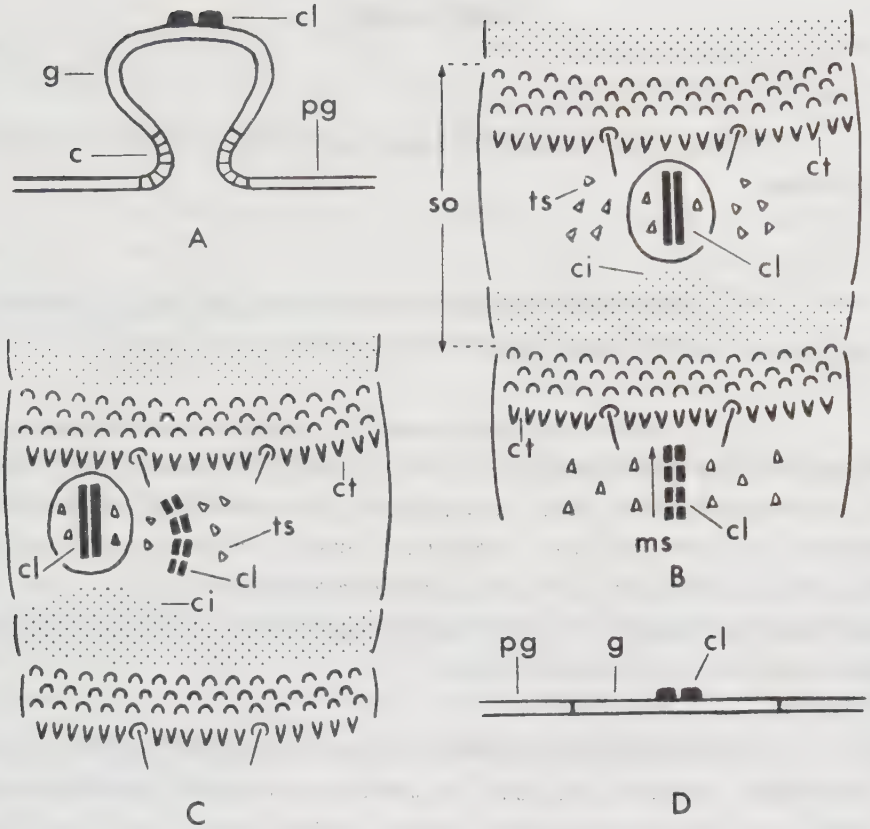


Figure 22 -

A - Coupe transversale d'un homogreffon prothoracique nymphal implanté sur le cinquième segment abdominal.

B - Vue superficielle du même greffon : Résultat provoqué sur le segment opéré et le segment postérieur au segment opéré.

C - Vue superficielle d'un homogreffon identique mais en position latérale sur le cinquième segment abdominal. Résultats obtenus sur le tégument nymphal du greffon et du porte-greffe.

D - Coupe transversale d'un homogreffon issu du 8ème ou 9ème segment abdominal et implanté sur le 5ème segment abdominal.

c. cuticule de cicatrisation, **ci.** cuticule intersegmentaire, **cl.** crête longitudinale, **ct.** crête transversale, **g.** greffon, **ms.** migration segmentaire, **pg.** porte-greffe, **so.** segment opéré, **ts.** tubercule segmentaire.

CONCLUSION

Les expériences de greffes tégumentaires nous permettent les conclusions suivantes :

1° L'action même de l'opération est minime et se traduit seulement par des migrations cellulaires lorsque l'orientation du greffon reste normale.

L'affaiblissement et le déplacement des reliefs cuticulaires vers la zone opératoire témoignent de migrations cellulaires à la fois sur le greffon et sur le porte-greffe. Les réactions épidermiques provoquées par une diminution du nombre des cellules sont du même ordre sur le greffon et l'hôte. Ces migrations cellulaires sont possibles de part et d'autre de la crête longitudinale médiane de la nymphe (ligne ecdysiale non fonctionnelle) à la seule condition que la zone de contact de ses deux parties symétriques ne soit pas supprimée.

Sauf dans le cas d'un greffon très petit, les cellules marginales ne sont pas désorientées. Toutefois, les coins du greffon s'arrondissent et les extrémités de la crête transversale se recourbent. Pour un greffon de très petite taille, l'effet marginal déjà signalé amène une désorientation totale des cellules et toutes les hypothèses deviennent possibles.

2° La détermination des cellules épidermiques est précoce

Elle est démontrée par la formation normale des reliefs et des sensilles du greffon chez la nymphe et par l'apparition des écailles de l'adulte malgré deux puis trois phases mitotiques intervenant entre l'opération (larve de l'avant-dernier stade) et la fin de l'évolution. Les cellules spécialisées (cellules tormogènes et trichogènes et cellules des écailles) le resteront. L'orientation des structures cuticulaires nymphales et même le sens de sécrétion des écailles resteront rigoureusement conformes à l'orientation initiale du greffon. Ces résultats sont comparables à ceux

à ceux de WIGGLESWORTH (1940) et LOCKE (1959) pour *Rhodnius*, et à ceux de PIEPHO (1955 a, b) et MARCUS pour *Galleria* et à ceux de LEFEUVRE (1969, 1971) pour les ailes des Blattes.

De plus, les potentialités cellulaires sont conservées quel que soit l'emplacement des cellules sur le segment, ce qui montre l'absence d'action secondaire à l'intérieur du segment. La position des cellules "déterminées", à l'intérieur du segment n'intervient pas.

3° Deux types cellulaires fondamentalement différents peuvent produire des "cuticules".

Les cellules tégumentaires proprement dites peuvent prendre part à la reconstitution d'un fragment détruit en produisant, en dehors des phases mitotiques normales, de nouvelles cellules, capables de secréter le tégument spécifique et d'en assurer la métamorphose. Ces cellules de reconstitution tégumentaire sont très certainement issues des cellules épidermiques initiales dont elles montrent toutes les potentialités.

D'autres cellules, de cicatrisation, produisent un tégument qui persistera identique à lui-même jusqu'au stade imaginal (épicuticule et très faible épaisseur d'endocuticule). Ce second type cellulaire a donc des potentialités incomplètes. Il ne peut que produire et renouveler à chaque mue, une cuticule simple sans en modifier les structures. La production d'une cuticule et la modification progressive des structures cuticulaires sous l'influence d'un mécanisme hormonal apparaissent donc comme deux phénomènes distincts. Seules les cellules tégumentaires proprement dites sont sensibles aux facteurs hormonaux à la condition qu'elles aient le temps d'effectuer leur différenciation et d'acquérir certaines potentialités (1).

(1) L'implantation et la réimplantation d'un tégument imaginal sur la larve de *Galleria* par PIEPHO (1939) et sur la nymphe de *Samia cynthia* par KRISHNAKUMARAN et SCHNEIDERMAN (1964) montrent que les cellules imaginales doivent muer plusieurs fois avant de pouvoir produire des écailles. La grande difficulté d'obtenir une "inversion de la métamorphose" ou une "différenciation" est soulignée par SEHNAL et NOVAK (1969) qui montrent que l'action de l'hormone juvénile chez *Galleria* est liée à la phase mitotique.

4° Au moins deux comportements différents soulignent l'existence de deux catégories opposées de cellules strictement épidermiques que nous avons nommées cellules segmentaires et cellules intersegmentaires.

Les cellules segmentaires (zone c sur le segment nymphal) ne sont pas capables de se multiplier mais semblent pouvoir migrer à partir des régions qui possèdent, chez la nymphe, une forte densité cellulaire et forment un épais relief cuticulaire. A la suite de ces migrations, ces fortes densités cellulaires locales se trouvent diminuées, ce qui affaiblit, déforme et déplace les reliefs nymphaux correspondants.

Les cellules intersegmentaires (elles formeront, en particulier, chez la nymphe, les zones mobiles des segments 4, 5, 6) sont capables de se multiplier activement et aussi d'augmenter de surface. Leur extension est capable d'augmenter la surface qu'elles recouvrent chez la nymphe.

Le comportement cellulaire n'est pas lié au relief lui-même mais à la nature des cellules. En effet, les cellules de la cuticule segmentaire antérieure et de la crête transversale (zones a et b du segment nymphal) ont, malgré l'importance du relief qu'elles produiront, une possibilité de multiplication identique à celles des cellules intersegmentaires postérieures. Leur multiplication active permet un grand pouvoir de reconstitution des zones précitées.

Cette aptitude à la reconstitution des régions intersegmentaires est en accord avec les observations de LOCKE (1960) pour *Rhodnius* et de LAWRENCE (1966) pour *Oncopeltus*.

5° La répartition normale des différenciations tégumentaires résulte d'une série d'interactions cellulaires : la mosaïque tégumentaire traduit l'existence d'équilibres complexes à l'intérieur d'un segment d'abord et ensuite pour tout l'animal.

L'existence d'interactions entre les cellules épidermiques, devient visible dès que les liaisons normales des éléments sont modifiées par un changement de l'orientation du greffon. Le greffon et le porte-greffe ont une sensibilité différente.

C'est toujours le greffon, lui-même très peu modifié, qui provoque une réorientation des cellules du porte-greffe et jamais l'inverse.

Il nous paraît significatif que la réaction du porte-greffe soit, pour la nymphe, maximale dans le cas d'une rotation de 90^{o} et relativement faible dans une permutation complète (180^{o}).

Dans le premier cas une certaine contiguité d'éléments normalement voisins, persiste, et le tégument de l'hôte semble s'efforcer de réajuster ses structures en fonction de cette proximité pour revenir à un schéma normal des liaisons transversales. Les interactions cellulaires qui seraient ainsi liées à la proximité de cellules voisines, dans un sens transversal par rapport à l'animal, seraient prédominantes.

Dans le sens longitudinal, il semble exister surtout une tendance générale à l'extension des cellules de l'arrière vers l'avant. Cette extension est accompagnée par les affaiblissements de reliefs et pertes de sensilles des régions postérieures et éventuellement par l'extension des zones intersegmentaires.

Ces facteurs d'équilibre transversal et longitudinal contrôlent l'orientation de la morphogénèse cuticulaire. Ils semblent constituer un schéma segmentaire de l'épiderme qui serait très peu différent d'une mosaïque équilibrée et orientée. Ils correspondent au gradient segmentaire ("gradient concept") de LOCKE (1959, 1960) mis en évidence chez *Rhodnius prolixus* ainsi qu'aux observations de LAWRENCE (1966) sur *Oncopeltus fasciatus* (1).

(1) Par contre, bien que nous ne rejetions pas à priori, l'hypothèse de STUMPF (1965, 1966) suggérant l'existence d'une substance dont la concentration varierait régulièrement le long du segment ("substance gradient"), pour expliquer la morphogénèse segmentaire de *Galleria*, tous nos essais montrent que cette hypothèse n'est pas démontrée malgré la dernière publication de cet auteur.

6° La comparaison des tolérances réciproques greffon-hôte, pour différentes combinaisons segmentaires montre des degrés divers de compatibilité qui traduisent l'existence d'un gradient longitudinal. Les segments postérieurs fournissent des cellules mieux tolérées par le porte-greffe que les segments antérieurs. Cette tolérance réciproque au niveau cellulaire est comparable aux résultats obtenus avec des transplantations d'appendices, notamment par URVOY (1963, 1970) sur la Blatte *Blabera craniifer* et par LEFEUVRE (1969) sur les Blattes.

CONCLUSION GENERALE

Chacun des fait ayant déjà été discuté, nous limiterons cette conclusion au rappel des résultats qui nous paraissent importants pour établir un schéma cohérent de la morphogenèse d'un holométabole.

Des phénomènes généraux probablement valables pour tous les insectes, nous retiendrons :

- Deux éléments fondamentaux se retrouvent toujours identiques à eux-mêmes ; l'épicuticule et la cuticule fibreuse hélicoïdale donnant l'apparence de couches superposées pour l'endocuticule, la mésocuticule et l'exocuticule.

- L'uniformité du comportement cellulaire au cours de l'ontogenèse nous paraît fondamentale : le cycle cellulaire est toujours limité par deux phases mitotiques. La cuticuline se forme la première et reste discontinue pendant quelque temps permettant ainsi des échanges entre l'ancienne endocuticule et les nouvelles cellules. L'épicuticule acquiert d'emblée sa surface définitive qui sera doublée à chaque stade larvaire du fait de la multiplication des cellules dont les dimensions restent comparables. L'endocuticule fibreuse se forme à partir d'une sous-cuticule granuleuse au contact des microvillosités épidermiques.

- Les liaisons cellule-cuticule (canalicules cuticulaires ou pore-canaux) nous apparaissent permanentes. La forme des canalicules est fonction de l'ultrastructure de la cuticule traversée, d'où leur torsion dans toutes les cuticules fibreuses hélicoïdales. Le liquide exuvial nous apparaît également constant mais les formations paracristallines que nous avons trouvées chez la larve et l'abondance des lipides chez l'adulte soulignent la multiplicité éventuelle de ses rôles.

- Comme le prouve notre étude expérimentale, la membrane exuviale (identique pour tous les stades larvaires mais absente chez la nymphe de *Galleria*) provient de la stabilisation des dernières couches de l'endocuticule par les nouvelles cellules épidermiques au tout début de leur cycle secrétoire.

- Enfin, la libération, entre les deux cuticules, et la diffusion probable par le liquide exuvial, de deux secrétions distinctes, produites par les glandes de Verson,

démontrent la complexité du rôle de ces organes ; les secrétions peuvent intervenir dans le mécanisme de la mue (stabilisation de la membrane exuviale) et dans la formation de l'épicuticule (couche de cément). Des recherches complémentaires, actuellement en cours préciseront ce point.

Des faits particuliers liés à la métamorphose complète de *Galleria*, nous soulignerons :

- L'opposition structurale constatée, chez *Galleria*, entre les cuticules de la larve et de la nymphe puis de l'imago ne correspond pas à des différences fondamentales dans la nature des secrétions. Comme nous l'avons vérifié chez un autre Lépidoptère, *Antheraea pernyi* et chez divers insectes à métamorphoses incomplètes, la cellule produit une quantité d'exocuticule d'abord minimale ou nulle mais qui, en augmentant, au cours de l'ontogenèse, tend à former plus ou moins rapidement une couche continue. La discontinuité exocuticulaire initiale persiste d'autant plus longtemps, que la métamorphose est plus complète. Cette discontinuité, favorable à la croissance de la larve, complique le schéma de la structure cuticulaire établie uniformément par toutes les cellules.

- Chez la larve de *Galleria*, la parfaite identité du travail de chaque cellule produit un sclérite cellulaire très spécial qui possède, en plus de l'épicuticule et de l'endocuticule, trois autres parties dont deux cuticules fibreuses, l'une étant hélicoïdale et l'autre unidirectionnelle qui, seule, présente des canalicules rectilignes.

- Le cycle secrétoire montre un ralentissement du dépôt endocuticulaire, au cours de la période post-exuviale, ralentissement qui coïncide avec le deplissement maximal de l'épicuticule et avec l'étirement des cellules épidermiques. L'étude expérimentale montre que ce ralentissement du dépôt de l'endocuticule correspond à l'existence de deux phases dans le cycle secrétoire : l'une initiale, fondamentale et endogène est liée à la mue et correspond à la période pré-exuviale ainsi qu'au début de la période post-exuviale, l'autre, facultative et exogène peut être diminuée ou supprimée par le jeûne protidique.

- L'affaiblissement de la secrétion endocuticulaire est accompagnée d'un apport de matériaux secondaires qui enrichissent et transforment les couches déposées antérieurement (gonflement). La mise en place de ces matériaux est liée à la

présence de glycogène dans le tissu adipeux sous-épidermique et comme lui, ils disparaissent lors du jeûne protidique. Ils sont donc indépendants des matériaux constitutifs de la structure fibreuse fondamentale.

- Les phases successives du fonctionnement cellulaire de la larve montrent une parfaite coordination et permettent la croissance tégumentaire de l'individu sans que les liaisons cellule-cuticule soient détruites ou perturbées.

- Chez la nymphe comme chez l'adulte, l'apparition de territoires cuticulaires hétérogènes correspond à une spécialisation et à une réparition du travail entre les cellules de l'épiderme. Pour la première fois, chez la nymphe, un tannage post-exuvial forme une exocuticule classique de sorte que chaque cellule produit un sclérite totalement différent du sclérite larvaire.

- Chez la nymphe, la spécialisation des cellules tégumentaires correspond aux deux types de sclérites des deux régions des segments abdominaux mobiles : sclérites intersegmentaires montrant encore une convergence de forme avec ceux de la larve (tégument encore souple) et sclérites segmentaires prismatiques (tégument rigide).

- Chez l'adulte, la spécialisation des activités est encore plus marquée et nous avons montré que l'épiderme est formé par trois types cellulaires qui ont des dimensions, des positions et des fonctions différentes. Les cycles secrétoires de ces trois types (cellules mères des écailles, cellules formatrices des cupules d'insertion et cellules tégumentaires) sont indépendants, décalés dans le temps et parfaitement coordonnés. La formation de l'écaille est très particulière : sa forme générale dépend, comme toujours, de la forme de la cellule mais la mise en place de ses éléments cuticulaires se réalise à la fois à l'extérieur (épicuticule) et à l'intérieur même de la cellule (paquets de cuticule fibreuse longitudinale).

Des résultats de nos études analytiques et expérimentales, nous retiendrons la définition de trois groupes de facteurs qui interviennent simultanément dans l'évolution morphogénétique de la cuticule.

Ce sont par ordre croissant de complexité, les facteurs liés à la densité cellulaire, puis ceux concernant la différenciation des cellules et enfin ceux

touchant aux interactions cellulaires et segmentaires.

Pour la densité cellulaire, nous avons montré que l'épaisseur des reliefs segmentaires des crêtes nymphales correspond à une "surpopulation" cellulaire locale.

En ce qui concerne les différenciations cellulaires, toutes les greffes montrent l'existence de deux comportements différents qui apparaîtront sur le tégument nymphal : les cellules segmentaires sont capables de migrer à partir des régions à forte densité (ce qui provoque un affaiblissement et des déformations des reliefs correspondants) et les cellules intersegmentaires se multiplient et s'étalent.

Nous avons démontré que les cellules conservent leurs potentialités quel que soit l'emplacement à l'intérieur du segment. La position n'intervient pas dans la morphogenèse segmentaire et la détermination initiale est fondamentale et persistante : les reliefs et les sensilles du greffon se forment normalement chez la nymphe, ainsi que les écailles de l'adulte malgré les phases mitotiques intervenant après l'opération. De même, l'orientation des structures nymphales et celle des écailles restent rigoureusement conformes à l'orientation initiale du greffon.

L'existence d'interactions cellulaires est démontrée par les réactions du porte-greffe : il réoriente ses cellules dans le sens imposé par celui de la rotation du greffon. Les cellules de l'hôte se déplacent, s'alignent avec celles du greffon et tendent à reconstituer, dans le sens transversal, une disposition normale des liaisons cellulaires.

- De plus, il existe une possibilité générale d'extension des cellules par un déplacement longitudinal toujours orienté de l'arrière vers l'avant de l'insecte.

- Ces facteurs d'équilibre cellulaire dans les deux sens, transversal et longitudinal, contrôlent l'orientation de la morphogenèse cuticulaire et l'établissement d'un schéma segmentaire peu différent d'une mosaïque équilibrée et orientée.

- Enfin, l'observation des divers degrés de compatibilité, selon les places respectives du greffon et du segment receveur montrent l'existence d'un gradient longitudinal indépendant du schéma (ou gradient) segmentaire précédent : les cellules qui proviennent de segments postérieurs à l'implantation sont mieux tolérées que celles issues de segments antérieurs.

BIBLIOGRAPHIE

ABERCOMBIE M. - **1964** - Cell contacts in morphogenesis - Arch. Biol. Liège, *75*, pp. 351 - 367.

AHRENS W. - **1930** - Uber die korpergliederung, die haut und die Tracheenorgane der Termitenkönigin - Jena Z. Naturw., *64*, pp. 449 - 530.

ALLEGRET P. - **1952** - Conditionnement précoce de la métamorphose chez *Galleria mellonella* L. - C. R. Acad. Sc., *234*, pp. 1641 - 1643.

ALLEGRET P. - **1956** - Etude des glandes séricigènes des larves de lépidoptères. Leur rôle dans la physiologie du développement - Thèse, Ann. I. N. A., Paris, pp. 1 - 345.

ALLEGRET P. - **1963** - Stabilisation prolongée de l'état larvaire chez la jeune Teigne des ruches, *Galleria mellonella* L. (lépidoptère pyralidae) sous l'action des facteurs alimentaires ; établissement expérimental d'un état d'entretien - C. R. Acad. Sc., *257*, pp. 1873 - 1876.

ALLEGRET P. et BARBIER R. - **1966** - Formation de réservoirs gazeux temporaires par certaines régions spécialisées du système trachéen chez les nymphes de deux lépidoptères pyralidaes *Galleria mellonella* L. et *Ephestia kühniella* zell. - Bull. Soc. Zool. Fr., *91*, n° 1, pp. 31 - 43.

ANDERSON T. F. et RICHARDS A. G. - **1942** - An electron microscope study of some structural colors in insects - J. Appl. Physis., *13*, pp. 748 - 758.

BARBIER R. - **1964 a** - Etude de la mise en place de la cuticule larvaire par l'hypoderme chez *Galleria mellonella* L. (lépidoptère pyralidae) - C. R. Acad. Sc. Paris, *259*, pp. 453 - 456.

BARBIER R. - **1964 b** - Evolution de l'hypoderme et mise en place de la cuticule chez la larve du lépidoptère *Galleria mellonella* L. (pyralidae) - Proc. 12ème int. Congr. ent. London, 1964 (1965).

BARBIER R. - **1965 a** - Mise en place de la cuticule nymphale par l'hypoderme chez *Galleria mellonella* L. (lépidoptère pyralidae) et conséquences pour la différenciation du tégument imaginal - C. R. Acad. Sc. Paris, *261*, pp. 822 - 825.

BARBIER R. - **1965 b** - Etude de la différenciation du tégument de *Galleria mellonella* L. (lépidoptère pyralidae) par la technique des autogreffes - C. R. Acad. Sc. Paris, *261*, pp. 1413 - 1416.

BARBIER R. - **1966** - Etude de l'hypoderme de *Galleria mellonella* L. (lépidoptère pyralidae) à l'aide d'homogreffes larvaires - C. R. Acad. Sc. Paris, *262*, pp. 2073 - 2076.

BARBIER R. - **1967** - Mise en évidence d'espaces cellulaires importants dans l'hypoderme et de formations paracristallines dans le liquide exuvial chez les larves de *Galleria mellonella* L. (lépidoptère pyralidae) lors de la mise en place de la cuticuline - C. R. Acad. Sc. Paris, *264*, pp. 2337 - 2340.

BARBIER R. - **1968 a** - Comparaison des structures cuticulaires de quelques insectes et observations sur le sens de leur évolution au cours du développement - Bull. Soc. Zool. Fr., *93*, n° 1, pp. 41 - 48.

BARBIER R. - **1968 b** - Etude expérimentale et observations au microscope électronique du dépôt de l'endocuticule et de l'exocuticule chez la larve de *Galleria mellonella* L. (lépidoptère pyralidae) - C. R. Acad. Sc. Paris, *266*, pp. 1613 - 1615.

BARBIER R. - **1968 c** - Mise en évidence de sphérules et de "vacuoles" cytoplasmiques dans l'hypoderme de Dysdercus fasciatus Sgn. (Hétéroptères Pyrrhocoridae). Etude histologique et cytochimique de ces formations et observation de leur évolution au cours du cycle cuticulaire, par le microscope électronique - C. R. Acad. Sc. Paris, *266*, pp. 2486 - 2488.

BARBIER R. - **1968 d** - Etude de la glande de Verson chez *Galleria mellonella* L. (lépidoptère pyralidae) au cours du cycle cuticulaire : histologie, cytochimie et microscopie électronique - C. R. Acad. Sc. Paris, *267*, pp. 552 - 525.

BARBIER R. - **1969** - Essai d'analyse de la forme des pores-canaux dans le cas favorable offert par le tégument nymphal de *Galleria mellonella* L. (lépidoptère pyralidae) - C. R. Acad. Sc. Paris, *268*, pp. 2364 - 2367.

BARBIER R. - **1970** - Morphogenèse et ultrastructure des écailles et de la cuticule imaginale chez *Galleria mellonella* L. (lépidoptère pyralidae) - C. R. Acad. Sc. Paris, *270*, pp. 1381 - 1384.

BARBIER R. - **1970** - Etude des glandes de Verson d'*Antheraea pernyi* guer. (lépidoptère attacide) et comparaison avec celles d'autres lépidoptères - Bull. Société Zoologique France, *95*, pp. 279 - 285.

BECKER E. - **1937** - Die Farbstoffe der insekten. Ent. Rdsch., *54*, pp. 301 - 303, 338 - 340, 346 - 347, 368 - 370, 406 - 407, 425 - 428, 481 - 486.

BERGER C. A. - **1938** - Multiplication and reduction of somatic chromasome groups as a regular developmental process in the mosquito, *Culex pipiens*. Carnegie Inst. Wash., Contrib. to Embryology, publ. n° 496, pp. 210 - 232.

BODENSTEIN D. - **1953** - Studies on the humoral mechanism in growth and metamorphosis of the cockroach *Periplaneta americana* L. Transplantations of integumental structures and experimental parabioses - J. Exp. Zool., *123*, pp. 189 - 232.

BOULIGAND Y. - **1965 a** - Sur une architecture torsadée répandue dans de nombreuses cuticules d'Arthropodes - C. R. Acad. Sc. Paris, *261*, n° 18, p. 3665 - 8.

BOULIGAND Y. - **1965 b** - Sur une disposition fibrillaire torsadée commune à plusieurs structures biologiques C. R Acad. Sc. Paris, *261*, n° 22, p. 4864 - 4867.

BOULIGAND Y. - **1967** - Comparaison de certains matériels biologiques a la structure des cristaux liquides cholesté riques - J. Microscopie, *6*, pp. 41 a.

BOUNHIOL J. J. - **1936** - Métamorphose après ablation des *corpora allata* chez le ver à soie - B. mori - C. R. Acad Sc. Paris, *203*, pp. 388.

BOUNHIOL J. J. - **1937** - Métamorphose prématurée après ablation des *corpora allata* chez le jeune ver à soie - C. R. Acad. Sc., *205*, pp. 175.

BOUNHIOL J. J. - **1938** - Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez les lépidopteres Bull. Biol., suppl. 24, pp. 1 - 199.

BOUNHIOL J. J. - **1952 a** - L'achèvement de la métamorphose et la mue imaginale seraient commandés par le cerveau, à la fin de la vie larvaire chez *Bombyx mori* L. - C. R. Acad. Sc. Paris, *235*, pp. 671 - 672.

BOUNHIOL J. J. - **1952 b** - Nature probablement secrétoire du facteur cérébral conditionnant la mue imaginale de *Bombyx mori* L. - C. R. Acad. Sc. Paris, *235*, pp. 747 - 748.

BRAUN M. - **1875** - Uber die Histologischen vorgänge bei der Haütung von Astacus fluviatilis - Arb. Zool. Zootom. Inst. Würzburg, *2*, pp. 121 - 126.

BROCHER F. - **1914** - Observations biologiques sur les Dyticides - Ann. Biol. Lacustre, *6*, pp. 303 - 313.

BRUNET P. C. J. - **1967** - Les sclérotines - Endeavour, *26*, pp. 68 - 74.

CAMPBELL F. L. - **1929** - The detection and estimation of insect chitin ; and the irrelation of chitinization to hardness and pigmentation of the cuticula of the american cockroach, *Periplaneta americana* L. - Ann. Ent. Soc. Amer., *22*, pp. 401 - 426.

CAVENEY S. - **1969** - Muscle attachement related to cuticle architecture in Apterygota - J. Cell Sci., *4*, pp. 541 - 549.

CONDOULIS W. W. et **LOCKE M.** - **1966** - The deposition of endocuticule in an insect, *Calpodes ethlius* Stoll, (lepi doptera, hesperidae) - J. Insect Physiol., *12*, pp. 311 - 323.

COTTREL C. B. - **1962 a** - General observations on the imaginal ecdysis of blowflies - Trans. R. Ent. Soc. Lond., *114* pp. 317 - 333.

COTTREL C. B. - **1962 b** - The imaginal ecdysis of blowflies. The control of cuticular hardening and darkening J. Exp. Biol., *39*, pp. 395 - 411.

COTTREL C. B. - **1962 c** - The imaginal ecdysis of blowflies. Detection of the bloodborne darkening factor and determination of some ofits properties - J. Exp. Biol., *39*, pp. 413 - 430.

COTTREL C. B. - **1962 d** - The imaginal ecdysis of blowflies. Observation on the hydrostatic mechanisms involved in digging and expansion - J. Exp. Biol., *39*, p. 431 - 448.

COTTREL C. B. - **1962 e** - The imaginal ecdysis of blowflies. Evidence for a change in the mechanical properties of the cuticle at expansion - J. Exp. Biol., *39*, pp. 449 - 458.

COTTREL C. B. - **1964** - Insect ecdysis with particular emphasis on cuticular hardening - In advanc. Insect Physiol., *2*, pp. 175 - 218.

DANINI E. S. - **1928** - Untersuchungen über die regenerativen Eigenschaften des Hautepithels - Z. mikr. anat Forsch., *12*, pp. 507 - 536.

DELACHAMBRE J. - **1967** - Origine et nature de la membrane exuviale chez la nymphe de *Tenebrio molitor* L. (Ins. Coleoptera) - Z. Zellforsch., *81*, pp. 114 - 134.

DENNELL R. - **1943** - Pore canals of the insect cuticle - Nature, *152*, pp. 50.

DENNELL R. - **1946** - A study of an insect cuticle : The larval cuticle of *Sarcophaga falculata* Pand. (diptera) - Proc. R. Soc. London, sér. B, *133*, pp. 348 - 373.

DENNELL R. - **1947** - A study of an insect cuticle : the formation of the puparium of *Sarcophaga falculata* Pand. (dipte ra) - Proc. R. Soc. London, sér. B, *134*, pp. 79 - 110.

DRACH P. - **1939** - Mue et cycle d'intermue chez les crustacés décapodes - Ann. Inst. Oceanogr., *19*, pp. 103 - 392.

DUBOSCQ O. - **1894** - La glande venimeuse des myriapodes chilopodes - C. R. Acad. Sc. Paris, *119*, pp. 352 - 354

EDWARDS J. S. - **1966** - Neural control of metamorphosis in *Galleria mellonella* (lepidoptera) - J. Ins. Physiol., *12*, pp. 1423 - 1434.

EVANS A. C. - **1932** - Some aspects of chemical changes during insect metamorphosis - J. Exp. Biol., *9*, pp. 314 - 321.

FERRIS G. F. et **CHAMBERLIN J. C.** - **1928** - On the use of the word "Chitinized" - Ent. News, *39*, pp. 212 - 215

FILSHIE B. K. et **WATERHOUSE D. F.** - **1969** - The structure and development of a surface pattern on the cuticle of the green vegetable Bug *Nezara viridula* - Tissue and Cell, *1*, n° 2, pp. 367 - 385.

FILSHIE B. K. et **WATERHOUSE D. F.** - **1969** - The structure and development of a surface pattern on the cuticle of the green vegetable Bug *Nezara viridula* - Tissue and Cell, *1*, n° 2, pp. 367 - 385.

FILSHIE B. K. - **1970 a** - The resistance of epicuticular composents of an insect to extraction with lipid solvent Tissue and Cell, *2*, n° 1, p. 181 - 190.

FILSHIE B. K. et **BARRY K.** - **1970 b** - The fine structure and deposition of the larval cuticle of the sheep blowfly (*Lucilia cuprina*) Tissue and Cell, *2*, n° 3, pp. 479 - 498.

FRAENKEL G. et **RUDALL K. M.** - **1940** - A study of the physical and chemical properties of the insect cuticle Proc R. Soc. London, sér. B. *129*, pp. 1 - 35.

FRAENKEL G. et **RUDALL K. M.** - **1947** - The structure of insect cuticles - Proc. R. Soc. London, sér. B, *134*, pp. 111 143.

FRAENKEL G. et **HSIAO C.** - **1962** - Hormonal and nervous control of tanning in the fly Science, *138*, pp. 27 29

FRAENKEL G. et **HSIAO C.** - **1963** - Tanning in the adult fly : a new function of neurosecretion in the brain - Science , *141*, pp. 1057 - 1058.

FRAENKEL G. et **HSIAO C.** - **1965** - Bursicon, a hormone which mediates tanning of the cuticle in the adult fly and other insects - J. Insect physiol., *11*, pp. 513 - 556.

FUZEAU - BRAESCH S. - **1959 a** - Recherche de l'origine des pigments cuticulaires d'un insecte par la méthode des éléments marqués - C. R. Acad. Sc. Fr., *248*, pp. 856 - 858.

FUZEAU - BRAESCH S. - **1959 b** - Inhibition de la pigmentation et constitution des pigments cuticulaires d'un insecte C. R. Soc Biol. Fr., *153*, pp. 57 - 60.

GRABER V. - **1877** - Die Insekten - München (cité par Wigglesworth, 1948).

HAECKEL E. - **1857** - Uber die gewebe des Flüsskrebses - Arch. Anat. Physiol. Wiss. Med., pp. 489 - 568.

HASS W. - **1916 a** - Uber die strucktur des chitins bei Arthropoden - Arch. Anat. Physiol., Physiol Abt., pp. 295 - 338.

HASS W. - **1916 b** - Uber metallfarben bei Buprestiden - Sitz. - Ber. Ges. Naturf. Freunde Berlin, pp. 332 - 343.

HEIMS A. - **1956** - Uber die kutikulamuster der wachsmotte *Galleria mellonella* - Roux Arch. Entwicklungsmech., *148*, pp. 538 - 568.

HINTON H. E. - **1958** - Concealed phases in the metamorphosis of insects - Sci. Progr., *182*, pp. 260 - 275.

HINTON H. E. - **1963** - Metamorphosis of the epidermis and hormone mimetic substances - Sci. Progr., *51*, pp. 306 322.

HOLMGREN E. - **1902** - Uber die morphologische Bedeutung des chitins bei insekten - Anat. Anz., *21*, pp. 372 - 378.

HUFNAGEL A. - **1918** - Recherches histologiques sur la métamorphose d'un lépidoptère *Hyponomeuta padella* L. Arch. Zool. Exp. et Gen., *57*, pp. 47 - 202.

JANET C. - **1907** - Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial, chez la reine de la fourmi (*Lasius niger*) - Limoges, Paris, 149 pp.

JENKIN P. M. - **1966** - Apolysis and hormones in the moulting cycles of Arthropoda Ann. Endocr. Paris, *27*, pp. 331 341.

JOLY L. - **1960** - Fonctions des corpora allata chez *Locusta migratoria* L. - Thèse Strasbourg, 103 pp.

KAWASE S. - **1961** - Electron microscopie studies on the integument of *Bombyx mori* L. Cytologia International Journal of Cytol. Tokyo, *26*, n° 1, pp. 1 - 11.

KEILIN D. - **1913** - Sur diverses glandes des larves de diptères : glandes mandibulaires, hypodermiques et peristigmatiques - Arch. Zool. Exp. et Gen., *51* (Not et Rev.) pp. 1 - 8.

KENNAUGH J. H. - **1958** - Amino acid metabolism, polyphenol production and the process of tanning in the cockroach *Periplaneta americana* - J. Ins. Physiol., *2*, pp. 97 - 107.

KRISHNAKUMARAN A. et **SHNEIDERMAN H. A.** - **1964** - Developmental capacities of the cells of an adult moth J. Exp. Zool., *157*, n° 3, p. 293 - 305.

KRUMINS R. - **1952** - Die borstenenwicklung bei der wachsmotte *Galleria mellonella* L. - Biol. Ebl., *71*, pp. 183 - 210.

KUHN A. et **PIEPHO H.** - **1936** - Uber hormonale wirkangen bei der verpuppung der schmetterlinge - Nachr, Ges. Wiss. Göttingen, Biol., *2*, pp. 144 - 154.

KUHN A. et **PIEPHO H.** - **1938** - Die reaktionen der hypodermis und der versonschen drüsen auf das verpuppungshormon bei *Ephestia kühniella* - Z. Biol. Zbl., *58*, pp. 13 - 51.

KUHNELT W. - **1928** - Uber den Bau des insektenskelettes - Zool. Jahrb., Anat., *50*, pp. 219 - 278.

KUWANA Z. - **1933** - Notes on the growth of cuticle in the silkworm - Proc. Imp. Acad. Tokyo, *9*, pp. 280 - 283

LAFON M. - **1943** - Recherches biochimiques et physiologiques sur le squelette tégumentaire des Arthropodes - Ann. Sci. Nat., sér. Bot. Zool., *11*, pp. 113 - 146.

LAI-FOOK J. - **1966** - The repair of wounds in the integument of insect Physiol., *12*, pp. 195 - 226.

LAI-FOOK J. - **1970** - The fine structure of developing type 'B' dermal glands in *Rhodnius prolixus* Tissue & Cell, 2 n° 1, p. 119 - 138.

LASSAIGNE - **1843** - Sur le tissu tégumentaire des insectes de différents ordres - C. R. Acad. Sci., *16*, pp. 1087 - 1089

LAWRENCE P. A. - **1966 a** - The hormonal control of the development of hairs and bristles in the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus*, Dall - J. Exp. Biol., *44*, pp. 507 - 522.

LAWRENCE P. A. - **1966 b** - Development and determination of hairs and bristles in the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae, Hemiptera) - J. Cell. Sci., *1*, pp. 475 - 498.

LEDERER E. - 1935 - Les carotenoides des animaux - Hermann, Paris.

LEES A. D. et **WADDINGTON C. H.** - **1942** - The development of the bristles in normal and some mutant types of *Drosophila melanogaster* - Proc. R. Soc. London, sér. B, *131*, pp. 87 - 110.

LEES A. D. et **PICKEN L. E. R.** - **1945** - Shape in relation to fine structure in the bristles of *Drosophila melanogaster* Proc. R. Soc. London, sér. B, *132*, pp. 396 - 423.

LEES A. D. - **1947** - Transpiration and the structure of the epicuticle in ticks - J. Exp. Biol., *23*, pp. 379 - 410

LEFEUVRE J. C. - **1969** - Recherches sur la morphogenèse et le polymorphisme alaire des *Blattaria* - Thèse, Rennes 1969.

LEFEUVRE J. C. - **1971** - On the precocious determination of the wing pads of cockroaches - Endocrinologia Experimentalis, 1 - 2 (sous presse).

LEREBOULLET A. - **1853** - Mémoire sur les crustacés de la famille des Cloportides - Mém. Soc. Nat. Hist. Strasb., *4*, pp. 1 - 130.

LEYDIG F. - **1859** - Zur anatomie der insekten - Arch. Anat. Physiol., pp. 33 - 89.

LEYDIG F. - **1864** - Uber den Bau des tierischen körpers Tübingen. (Cité par Wigglesworth 1933).

LOCKE M. - **1958 a** - The formation of trachease and tracheoles in *Rhodnius prolixus* - Quart. J. Micr. Sci., *99*, pp. 29 - 46.

LOCKE M. - **1958 b** - The co-ordination of growth in the tracheal system of insects - Quart. J. micr. Sci., *99*, pp. 373 - 391.

LOCKE M. - **1959** - The cuticular pattern in an insect, *Rhodnius prolixus* - J. Exptl. Biol., *36*, pp. 459 - 477.

LOCKE M. - **1960** - The cuticular pattern in an insect - the intersegmental membranes - J. Exptl. Biol., *37*, pp. 398 - 406.

LOCKE M. - **1961** - Pore canals and related structures in insect cuticle - J. Biophysic & Biochem. Cytol., *10*, n° 4 part 1, pp. 589 - 618.

LOCKE M. - **1964** - The structure and formation of the integument in insects - In the Physiology of Insecta (M. Rockstein, Ed), *3*, pp. 379 - 470. Academic Press, New York.

LOCKE M. - **1965** - Molt and intermolt activities in the epidermal cells of an insect - Science, *149*, n° 3682, pp. 437 438.

LOCKE M. - **1966 a** - The structure and formation of the cuticulin layer in the epicuticle of an insect, *Calpodes ethlius* (lepidoptera Hespeiidae) - J. Morphol., *118*, pp. 461 - 494.

LOCKE M. - **1966 b** - The cuticular pattern in an insect : the behaviour of grafts in segmented appendages J. Insect Physiol., *12*, pp. 391 - 402.

LOCKE M. - **1967 a** - The development of patterns in the integument of : In advances in Morphogenesis (M ABERCOMBIE and J. BRACHET, editors), *6*, pp. 33 - 88 - Academic Press, New-York.

LOCKE M. - **1967 b** - What every epidermal cell knows - In Insects and Physiology (J. W. L. Beament and J. E. Treherne, editors), pp. 69 - 82. Oliver and Boyd, Edinburgh.

LOCKE M. - **1969 a** - The localisation of a peroxidase associated with hard cuticle formation in an insect, Calpodes ethlius stoll, lepidoptera Hesperidae - Tissue and Cell, *1*, n° 3, p. 555 - 574.

LOCKE M. - **1969 b** - The structure of an epidermal cell during the development of the protein epicuticle and the uptake of molting fluid in an insect - J. Morphol. USA, *127*, n° 1, pp. 7 - 39.

LOCKE M. - **1970** - The molt intermolt cycle in the epidermis and other tissues of an insect *Calpodes ethlius* (lepidop - tera, Hesperidae) - Tissue and Cell, *2*, n° 2, pp. 197 - 223.

LOWER H. F. - **1956** - Terminology of the insect integument - Nature, Lond., *178*, pp. 1355 - 1356.

MALEK S. R. A. - **1956** - An ecdysial membrane in the locust cuticle - Nature, Lond., *178*, pp. 1185 - 1186.

MALEK S. R. A. - **1958** - The origin and nature of the ecdysial membrane in *Schistocerca gregaria* - J. Ins. Phy siol., *2*, pp. 298 - 312.

MALPIGHI M. - **1669** - Dissertatio epistoloca de Bombyce Regia societati dicata.

MARCUS W. - **1962 a** - Untersuchungen über die Polarität der rumpfhaut von schmetterlingen - Roux Archiv. fur Entwicklungsmechanik, *154*, pp. 56 - 102.

MARCUS W. - **1962 b** - Beiträge zur entwicklungsphysiologie der Rumpfhaut von *Galleria mellonella* - Zool. Anz. Dtsch., *26*, pp. 168 - 180.

MASON H. S. - **1948** - Classification of melanins - In "Biology of Melanomas" Spec. Publ. N. Y. Sc., *4*, pp. 399 - 404

MORI T. - **1965** - The electron microscopical studies on the fine structure of the integument in the silkworm, Bombyx mori L. Kontyn, *33*, pp. 385 - 426.

NAYAR K. K. - **1954** - Metamorphosis in the integument of Caterpillars with omission of the pupal stage - Proc. r. Ent. Soc. Lond., A, *29*, pp. 129 - 134.

NEVILLE A. C. - **1963** - Growth and deposition of resilin and chitin in locust rubber-like cuticle - J. Insect Physiol., *9*, pp. 265 - 278.

NEVILLE A. C. - **1965 a** - Circadian organization of chitin in some insect skeletons - Q. Jl. Microsc. Sci., *106*, pp. 316 325.

NEVILLE A. C. - **1965 b** - Chitin lamellogenesis in locust cuticle - Q. Jl. Microsc. Sci., *106*, pp 269 - 286.

NEVILLE A. C. - **1967 a** - Chitin orientation in cuticle and its control - In Advances in Insect Physiology (J. W. L Beament, J. E. Treherne, editors), *4*, pp. 213 - 286 - Academic Press London.

NEVILLE A. C. - **1967 b** - A hypothesis for the formation of cuticle architecture - Talk to "Colloquium on the molecular architecture of the insect cuticle". Shell centre, London, January 1967.

NEVILLE A. C., THOMAS M. G. and **ZELAZNY B.** - **1969** - Pore canal shape related to molecular architecture of arthropod cuticle - Tissue and Cell, *1*, pp. 183 - 200.

NEVILLE A. C. and **LUKE B. M.** - **1969 a** - Molecular architecture of adult locust cuticle at the electron microscope level - Tissue and Cell, *1*, pp. 355 - 366.

NEVILLE A. C. and **LUCKE B. M.** - **1969 b** - A two-systeme model for chitinprotein complexes in insect cuticles Tissue and Cell, *1*,pp. 689 - 707.

NEVILLE A. C. and **CAVENEY S.** - **1969** - Scarabaeid beetle exocuticle as an optical analogue cholesteric liquid - Crystals Biol. Rev. in press.

NOBLE-NESBITT J. - **1961** - Ph. D. Thesis, Cambridge University.

NOBLE-NESBITT J. - **1967** - Aspects of the structure, formation and function of some insect cuticles. pp 1 - 16 "Insect and Physiology" édité par J. W. L. BEAMENT et J. E. TREHERNE.

NOVAK V. J. A. - **1966** - Les effets morphogénétiques de l'hormone juvénile chez les insectes - Ann Endocr. Paris, *27*, pp. 371 - 377.

ODIER A. - **1823** - Mémoire sur la composition chimique des parties cornées des insectes Mém. Soc. Hist. Nat. Paris, *1*, pp. 29 - 42.

PASSONNEAU J. V et **WILLIAMS C. M.** - **1953** - The moulting fluid of the *cecropia* silk worm J. Exp. Biol , *30* pp. 545 - 560.

PAWELETZ N. et **SCHLOTE F. W.** - **1964** - Die entwicklung der schmetterlingsschuppe bei Ephestia kühniella zeller Z. Zellforsch. Mikr. Anat., *63*, n° 6, pp. 840 - 870.

PESCHEN K. E. - **1939** - Untersuchungen über des vorkommen und den stoffwechsel des guanins im tierreich - Zool Jahrb., allg. Zool., *59*, pp. 429 - 462.

PICKEN L. E. R. - **1949** - Shape and molecular orientation in Lepidopteran scales - Phil. Trans. R. Soc. London, sér. B, *234*, pp. 1 - 28.

PIEPHO H. - **1938** - Wachstum und totale metamorphose an hautimplantaten bei der wachsmotte *Galleria mellonella* Biol. Zbl., *58*, pp. 356 - 366.

PIEPHO H. - **1939** - Uber den determinations zustand der vorpuppenhypodermis bei der wachsmotte *Galleria mellonella* L. - Biol. Zbl., *59*, pp. 314 - 326.

PIEPHO H. - **1951** - Uber die lenkung der insektenmetamorphose durch hormone Verh Dtsch. Zool. Ges Wilhelmshaven, pp. 62 - 75.

PIEPHO H. et **HEIMS A.** - **1952** - Das kutikulamuster der Schmetterlingslarve und die hormonale grundlage seiner Eutstehung. Untersuchung an der wachs motte *Galleria mellonella* L. - Z. Nat. Forsch. B, Dtsch , *7*, pp 231 237.

PIEPHO H. - **1955 a** - Uber die ausrichtung der Schuppenbälge und Schuppen am schmetterlingsrumpf Naturw., *42*, pp. 22.

PIEPHO H. - **1955 b** - Uber die polare orientierung der Bälge und schuppen auf dem Schmetterlingsrumpf Biol Zbl., *74*, pp. 467 - 474.

PIEPHO H. et **MARCUS W.** - **1957** - Wirkungen richtender faktoren bei der bildung der Schuppen und Balge des Schmetterlingsrumpfes Biol. Zbl., *76*, pp. 23 - 27.

PLATEAU F. - **1876** - Note sur une secrétion propre aux coléoptères Dytiscides - Ann. Soc. Ent. Belg., *19*, pp. 1 - 10

PLOINIKOW W. - **1904** - Uber die Hautung und über einige elemente der Haut bei den insekten Z Wiss. Zool., *76*, pp. 333 - 366.

POISSON R. A. - **1924** - Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques - Bull. Biol. Fr. Belg., *58*, pp 49 204

PRYOR M. G. M. - **1940 a** - On the hardening of the ootheca of *Blatta orientalis* Proc. r. Soc. London, sér. B, *128* pp. 378 393.

PRYOR M. G. M. - **1940 b** - On the hardening of the cuticle of insects - Proc. r. Soc. London, sér. B, *128*, pp. 393 407.

RICHARDS A. G. et **ANDERSON T. F.** - **1942** - Electron microscope studies of insect cuticle with a discussion of the application of electron optics to this problem. - J. Morph., *71*, pp. 135 - 183

RICHARDS A. G. - **1947 a** - The organization of arthropod cuticle : A modified interpretation - Science. *105*, pp 170 171.

RICHARDS A. G. - 1947 b - Studies on arthropod cuticle. I. The distribution of chitin in Lepidopterous scales and its bearing on the interpretation of arthropod cuticle - Ann. Ent. Soc. Amer,, *40*, pp. 227 - 240.

RICHARDS A. G et **KORDA F. H.** - **1947** - Electron micrographs of centipede setae and microtrichia. Ent. News , *58*, pp 141 145

RICHARDS A. G. et **KORDA F. H.** - **1948** - Studies on arthropod cuticle. 2 Electron microscope studies of extrac ted cuticles - Biol. Bull., *94*, pp. 212 - 235.

RICHARDS A. G. et **KORDA F. H.** - **1950** - Studies on arthropod cuticle. A An electron microscope survey of the intima arthropod tracheae - Ann. Ent. Soc. Amer., *43*, pp. 49 - 71.

RICHARDS A. G. - **1955** - Studies on arthropod cuticle XI : The ecdysial membrane - J. Morph., *96*, pp. 537 - 554

RICHARDS A. G. - **1951** - "The integument of Artropods" - Univ. Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota.

RICHARDS A. G. - **1958** - The ecdysial membrane of the moth, *Ephestia Kühniella* --Z. naturforsch., *13b*, pp. 811 - 812.

RICHARDS A. G. - **1967** - Sclerotization and the localization of brown and black colors in insects - Zool. Jb. Abt. Anat, u. Ontog., *84*.

RINTERKNECHT E. et **LEVI P.** - **1966** - Etude au microscope électronique du cycle cuticulaire au cours du 4e stade larvaire chez *Locusta migratoria* - Z. Zellforsch. Mikr. Anat., *72*, n° 3, p. 390 - 407.

ROME D. R. - **1936** - Note sur la microstructure de l'appareil de *Phacops* (Ph) *accipitrinus maretiolensis* R. R et E. Richter - Bull. Mus. Hist. Nat. Belg., *12*, pp. 1 - 7.

SADONES J. - **1896** - L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates - La cellule, *11*, pp. 273 - 325.

SCHATZ L. - **1952** - The development and differentiation of arthropod procuticle : staining - Annals of Entomol. Soc. America, *45*, n° 4, pp. 678 - 686.

SCHMIDT C. - **1845 a** - Zur vergleichenden Physiologie der wirbellosen Thiere Ann. Chem. et Pharm., *54*, pp. 284 330

SCHMIDT C. - **1845 b** - Zur vergleinchenden physiologie der wirbellosen Thiere - Braunscweig, pp. 159 202.

SCHMIDT E. L. - **1956** - Observations on the subcuticular layer in the insect integument J. Morph., *99*, pp 211

SCHULZE P. - **1913 a** - Chitin and andere cuticularstrukturen bei insekten - Verh. Dtsch. Zool. Ges., *23*, pp. 165 - 195

SCHULZE P. - **1913 b** - Zur flügeldeckenstruktur der Cicindelen und über ein in dieser beziehung interessantes exemplar von *Cicindela campestris* L. - Berlin Ent. Z., *58*, pp. 242 - 243.

SCHULZE P. - **1932** - Uber das zustandekommen des zeichnungsmuster und der schmelzfärbung in der Zeckengat tung *Amblyomma* Koch, nebst bowerkungen über die gliederung des Ixodidenkörpers - Z. Morph. Okol. Tiere, *25*, pp. 508 - 533.

SEHNAL F. et **MEYER A. S.** - **1968** - Larval-Pupal transformation : control by juvenile hormone - Science, *59*, pp. 981 984.

SEHNAL F. et **EDWARDS J. S.** - **1969** - Body constraint and developmental arrest in *Galleria mellonella* L. further studies - Biological Bull., *137*,pp. 352 - 358.

SEHNAL F. et **NOVAK V. J. A.** - **1969** - Morphogenesis of the pupal integument in the Waxmoth (*Galleria mellonella*) and its analysis by means of juvenile hormone - Acta Ent. Bohemoslovaca, *66*, pp. 137 - 145.

SLAMA K. - **1961 a** - Pseudo-juvenilizing effect in insects - Casopsis Ceske Spol. Ent., *58*, pp. 117 - 120.

SLAMA K. - **1961 b** - Pseudo-juvenilizing effect in insects - Casopsis Ceske Spol. Ent., *59*, pp. 323 - 340.

SLAMA K. - **1962** - The juvenile hormone-like effect of fatty acids, fatty alcohols, and some other compounds in insect metamorphosis - Casopsis Ceske Spol. Ent., *59*, pp. 323 - 340.

SLAMA K. - **1964** - Die einwirkung des juvenilhormons auf die epidermiszellen der Flügelanlagen bei künstlich beschleunigter und verzögerter metamorphose von Pyrrhocoris apterus L. - Zool. Physiol. Tiere Dtsch., *70*, n° 4, pp. 427 - 454.

STEVENSON T. R. et **ADAMAKO T. Y.** - **1967** - Diphenol oxidase in the crayfish cuticle. Localization and changes in activity during the moulting cycle - J. Insect Physiol., *13*, pp. 1803 - 1811.

STRAUS-DURCKHEIM H. - **1828** - L'anatomie comparée des animaux articulés. Paris

STUMPF H. F. - **1965 a** - Deutung der riefenmuster bei *Rhodnius prolixus* auf grund eines konzentrationsgefälles - Naturwissenschaften, *52*, pp. 500 - 501.

STUMPF H. F. - **1965 b** - Deutung der Richtungsmuster der schuppen von *Galleria mellonella* auf grund eines konzentrationsgefälles - Naturwissenschaften, *52*, pp. 522.

STUMPF H. F. - **1966 a** - Uber gefälleabbängige bildungen des insektensegments - J. Insect Physiol., *12*, pp. 601 - 617.

STUMPF H. F. - **1966 b** - Mechanism by which cells estimate their location within the body - Nature, Lond., *212*, pp. 430 - 431.

STUMPF H. F. - **1967 a** - About the model of a concentration gradient in the insect segment - Naturwissenschaften, *54*, pp. 50 - 51.

STUMPF H. F. - **1967 b** - Uber der verlauf eines schuppen orientierenden gefälles im segment von *Galleria mellonella* - Wilhelm Roux Arch. Entw. Mech. Org., *158*, pp. 315 - 330.

STUMPF H. F. - **1967 c** - Differenzierung durch die niveauwerte eines konzentratiogefälles - Deutsch. Zool. Ges. Göttingen suppl., *30*, pp. 477 - 490.

STUMPF H. F. - **1967 d** - Uber die Lagebestimmung der kutikularzonen innerhalb eines segments von *Galleria mellonella* - Developmental Biol., *16*, pp. 144 - 147.

STUMPF H. F. - **1968** - Further studies on gradient-dependent diversification in the Pupal-cuticle of *Galleria mellonella* - J. Exp. Biol., *49*, p. 49 - 60.

TAYLOR R. L. and **RICHARDS A. G.** - **1963** - The subimaginal cuticle of the mayfly *Callibaetis* sp. (Ephemeroptera) - Ann. Ent. Soc. Amer., *56*, pp. 418 - 426.

TAYLOR R. L. and **RICHARDS A. G.** - **1965** - Integumeritary changes during moulting of arthropods with special references to the subcuticle and ecdysial membrane - J Morph., *116*, pp. 1 - 22.

TIEGS O. W. - **1922** - Researches on the insect metamorphosis I. On the structure and postembryonic development of a Chalcid wasp, *Nasonia*. 2 On the physiology and the interpretation of the insect metamorphosis - Trans. r. Soc. S. Australia, *46*, pp. 319 - 527.

TOWER W. L. - **1960 a** - Observations on the changes in the hypodermis and cuticula of coleoptera during ecdysis Biol. Bull., *10*, pp. 176 - 192.

TOWER W. L. - **1960 b** - An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa* - Carnegie Inst. Wash., Publ. n° 48, 320 pp.

TRIM A. R. H. - **1941 a** - The protein of insect cuticle - Nature, *147*, pp. 115 - 116.

TRIM A. R. H. - **1941 b** - Studies in the chemistry of the insect cuticle. 1 Some general observations on certain arthropod cuticles with special reference to the characterization of the proteins - Biochem. J., *35*, pp. 1088 - 1098.

VALENTIN G. - **1837** - Uber die organisation des Hautskelettes der krustaceen - Repertor f. Anat. u. Physiol., *1*, pp. 122 - 126.

VERNE J. - **1921** - Sur la nature ciliaire de la cuticule tégumentaire des crustacés - C. R. Ass. Anat. Paris, pp. 17 - 20

VERSON E. - **1902** - Observations on the structure of the exuvial glands and the formation of the exuvial fluid in insects - Zool. anz., *25*, pp. 652 - 654.

VITZOU A. N. - **1881** - Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les crustacés décapodes - Arch. Zool. Exp. Gen., *10*, pp. 451 - 576.

WAY M. J. - **1950** - The structure and development of the larval cuticle of *Diataraxia oleracea* (Lepidoptera) - Q. Jl. Microsc. Sci., *91*, pp. 145 - 182.

WEBB J. E. - **1946** - Spiracle structure as a guide to the phylogenetic relationships of the Anoplura (biting and sucking lice), with notes on the affinities of the mammalian hosts - Proc. Zool. Soc. London, *116*, pp. 49 - 119.

WHITTEN J. - **1968** - Metamorphosis edited by William Etkin et Laurence I. Gilbert - North-Holland Publishing company Amsterdam.

WIGGLESWORTH V. B. - **1933** - The physiology of the cuticle and of ecdysis in *Rhodnius prolixus* (Triatomidae, Hemiptera), with special reference to the function of the oenocytes and of the dermal glands - Quart. J. Micr. Sci., *76*,pp. 269 - 318.

WIGGLESWORTH V. B. - **1934** - The physiology of ecdysis in *Rhodnius* II. Factors controlling moulting and "meta morphosis" - Quart. J. Micr. Sci., *77*, pp. 191 - 222.

WIGGLESWORTH V. B. - **1935** - Function of the corpus allatum in insects - Nature, Lond., *136*, pp. 338.

WIGGLESWORTH V. B. - **1936** - The function of the corpus allatum in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus* - Quart. J. Micr. Sci., *79*, pp. 91 - 119.

WIGGLESWORTH V. B. - **1937** - Wound healing in an insect (*Rhodnius prolixus* hemiptera) - J. Exp. Biol., *14*, pp. 364 - 381.

WIGGLESWORTH V. B. - **1939** - The principles of insect physiology - Dutton, London.

WIGGLESWORTH V. B. - **1940 a** - Local and general factors in the development of "pattern" in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera) - J. Exp. Biol., *17*, pp. 180 - 200.

WIGGLESWORTH V. B. - **1940 b** - The determination of characters at metamorphosis in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). J. Exp. Biol., *17*, pp. 201 - 222.

WIGGLESWORTH V. B. - **1942** - The significance of "Chromatic droplets" in the growth of insects - Quart. J. Micr. Sci., *83*, pp. 141 - 152.

WIGGLESWORTH V. B. - **1947** - The epicuticle in an insect, *Rhodnius prolixus* - Proc. R. Ent. Soc. London, sér. B, *134*, pp. 163 - 181.

WIGGLESWORTH V. B. - **1948** - The insect cuticle - Biol. Rev., *23*, pp. 408 - 451.

WIGGLESWORTH V. B. - **1952** - Hormone balance and the control of metamorphosis in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). J. Exp. Biol., *29*, pp. 620 - 631.

WIGGLESWORTH V. B. - **1952** - The thoracic gland in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera) and its role in moulting - J. Exp. Biol., *29*, pp. 561 - 570.

WIGGLESWORTH V. B. - **1959** - "The control of growth and form : A study of the epidermal cell in an insect" Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.

WIGGLESWORTH V. B. - **1963 a** - The juvenile hormone effect of farnesol and some related compounds. Quantitative experiments - J. Insect Physiol., *9*, pp. 105 - 119.

WIGGLESWORTH V. B. - **1963 b** - The action of moulting hormone and juvenile hormone at the cellular level in *Rhodnius prolixus* - J. Exp. Biol., *40*, pp. 231 - 245.

WIGGLESWORTH V. B. - **1964** - The hormonal regulation of growth and reproduction in insects - Advan. Ins. Physiol., *2*, pp. 247 - 336.

WILLIAMS C. M. - **1961** - The juvenile hormone. Its role in the endocrine control of moulting, pupation, and adult development in the *Cecropia* silk-worm - Biol. Bull. Woods Hole, *121*, pp. 572 - 585.

WOLFE L. S. - **1954** - Studies of the development of the imaginal cuticle of *Calliphora erythrocephala* - Quart. J Micr. Sci., *95*, pp. 67 - 78.

PLANCHES

HORS TEXTE

PLANCHE I

Phase post-exuviale de l'avant-dernier stade et phase exuviale du dernier stade larvaire de *Galleria*

Préparations colorées par la triple coloration de Mallory

1 - Tégument de l'avant-dernier stade 18 heures après la mue

2 - Tégument de l'avant-dernier stade 48 heures après la mue

3 - Avant-dernier stade juste avant la dernière mue larvaire ; la vieille cuticule recouvre le jeune tégument du dernier stade.

4 - Début de la période pré-exuviale du dernier tégument larvaire : l'épicuticule commence à se déposer.

5 - Même période un peu plus avancée : l'épicuticule est achevée

6 - Même période mais encore plus avancée : formation du premier élément des sclérites cellulaires.

ac. ancienne cuticule, **ce.** cellule épidermique, **eex.** espace exuvial, **en.** endocuticule, **ep.** épicuticule, **n.** noyau, **nc.** nouvelle cuticule, **sc.** sclérite cellulaire, **ta.** tissu adipeux sous-épidermique.

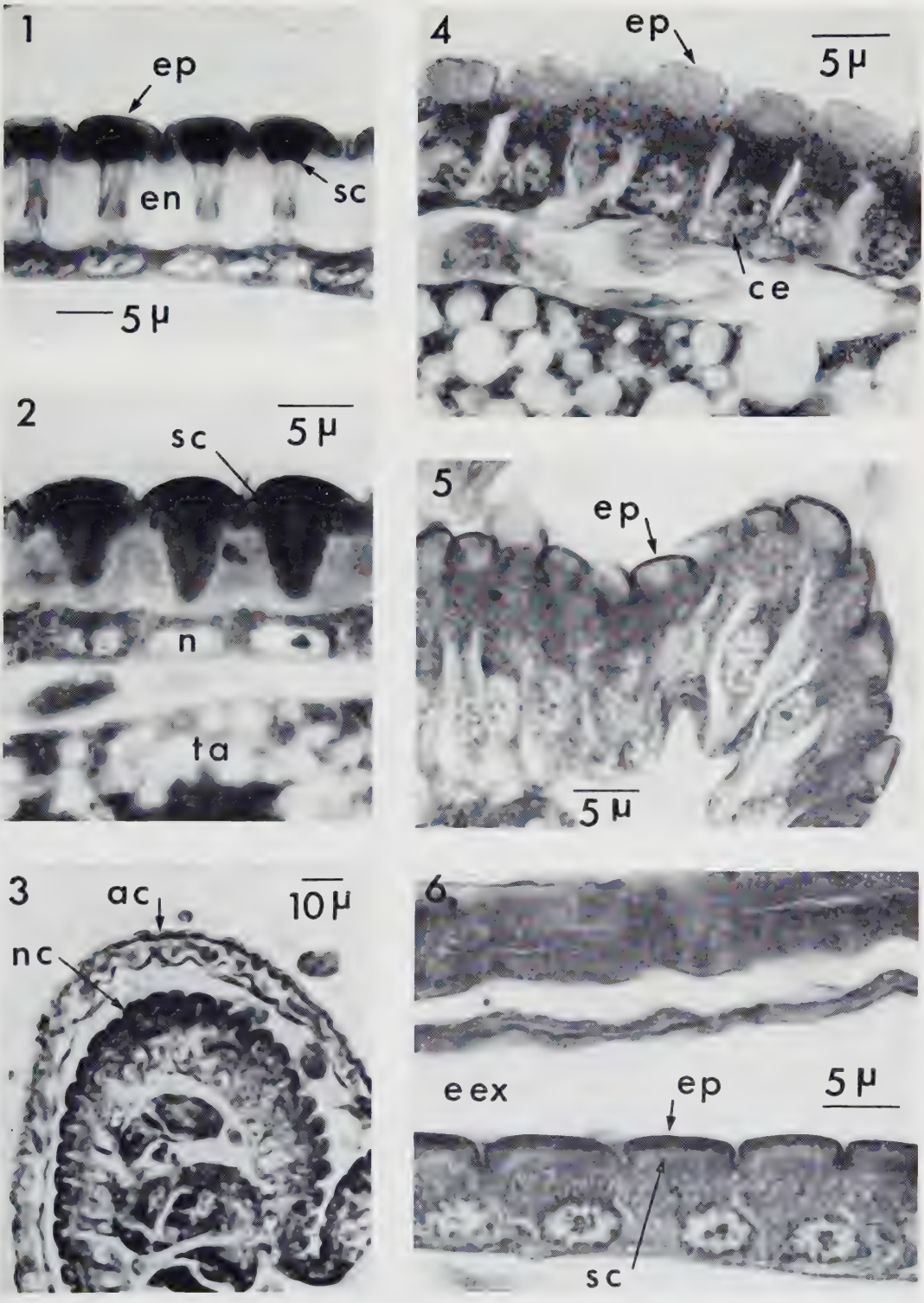


PLANCHE I

PLANCHE II

Phase post-exuviale du dernier stade larvaire et structure du sclérite cellulaire de *Galleria*

Préparations colorées par la triple coloration de Mallory

1 - Tégument du dernier stade larvaire 2 heures après la mue

2 - Tégument du dernier stade larvaire 36 heures après la mue

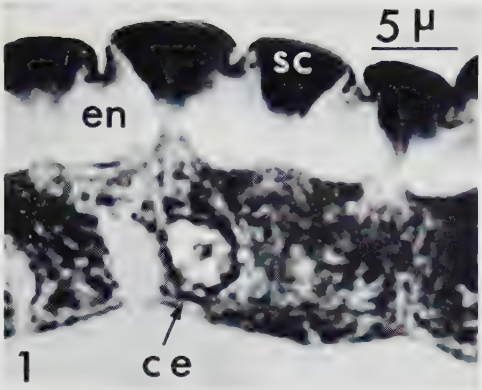
3 - Tégument du dernier stade larvaire 5 jours après la mue

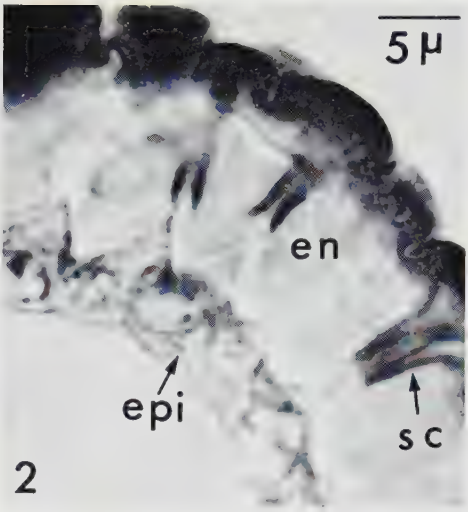
4 - Vue superficielle d'une coupe tangentielle passant par le sommet des sclérites cellulaires.

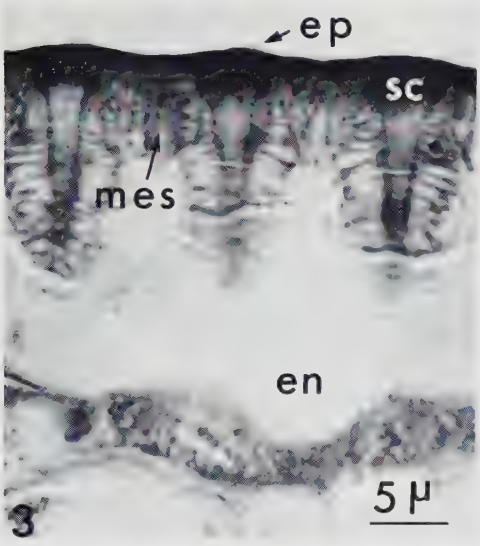
5 - Faible grossissement montrant l'emplacement des oenocytes sous l'épiderme des sternites.

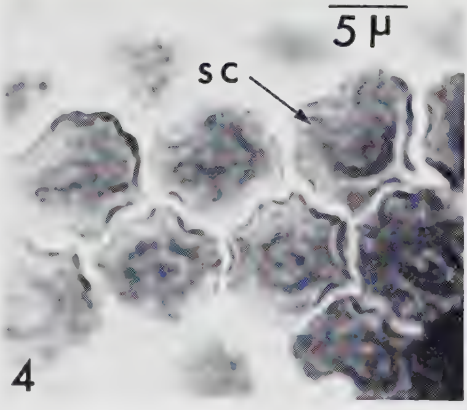
6 - Fort grossissement montrant l'origine épidermique des oenocytes

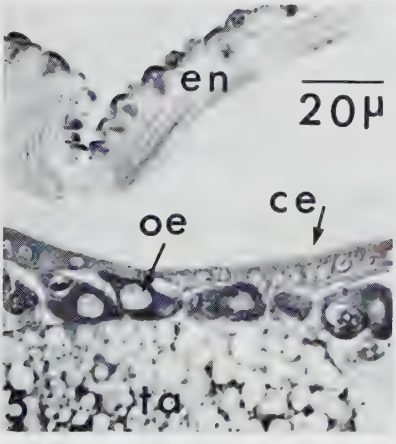
ce. cellule épidermique, **en.** endocuticule, **ep.** épicuticule, **epi.** épiderme, **mes.** mesocuticule, **oe.** oenocyte, **sc.** sclérite cellulaire.


5 µ
sc
en
ce
1


5 µ
en
epi
sc
2


ep
sc
mes
en
5 µ
3


5 µ
sc
4


en
20 µ
ce
oe
ta
5

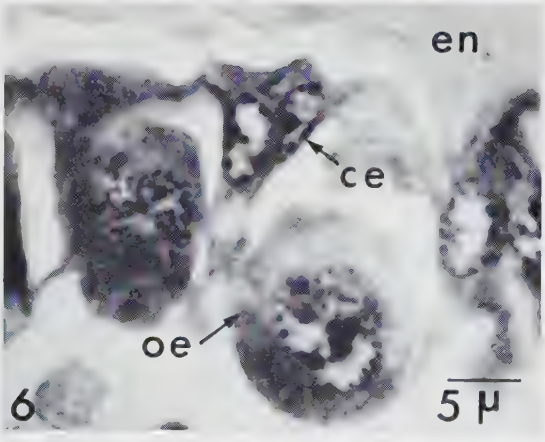

en
ce
oe
6
5 µ

Planche II

PLANCHE III

Réactions histochimiques du tégument larvaire de *Galleria*

1 - Réaction au P.A.S. d'un tégument du dernier stade larvaire prélevé 48 heures après la mue.

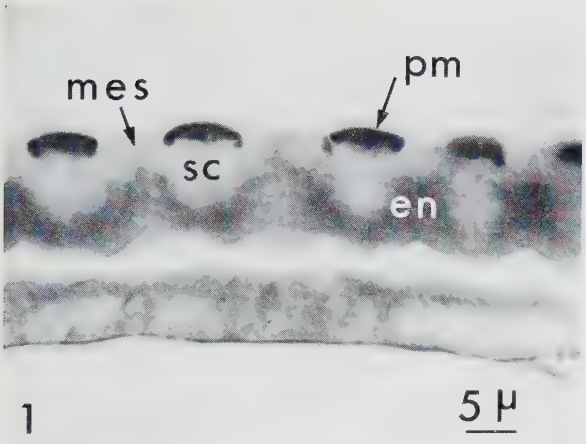
2 - Coloration par la fuchsine paraldéhyde après oxydation permanganique, d'un tégument du dernier stade larvaire prélevé 48 heures après la mue.

3 - Même coloration que précédemment mais pour un dernier stade fixé 6 jours après la mue.

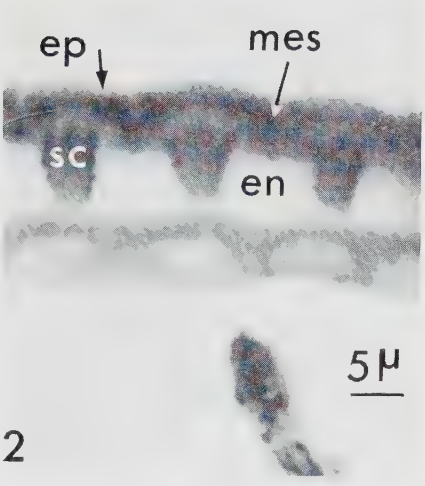
4 - Fort grossissement d'une coupe tangentielle au niveau de la mésocuticule sous-épicuticulaire après coloration par la fuchsine paraldéhyde et oxydation.

5 - Réaction au P.A.S. du tissu adipeux sous-épidermique chez une larve de l'avant-dernier stade âgée de 24 heures.

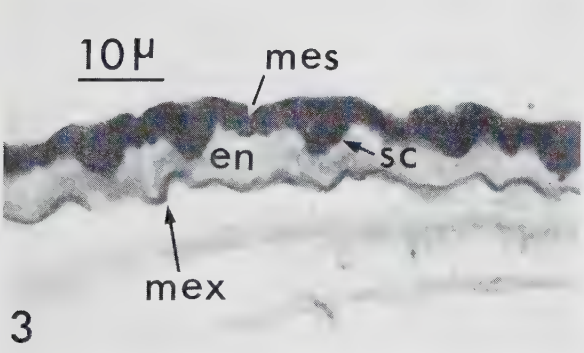
en. endocuticule, **ep.** épicuticule, **gr.** granule glycogénique du tissu adipeux sous-épidermique, **mex.** membrane exuviale, **mes.** mésocuticule, **pm.** pigments mélaniques, **sc.** sclérites, **ta.** tissu adipeux sous-épidermique.



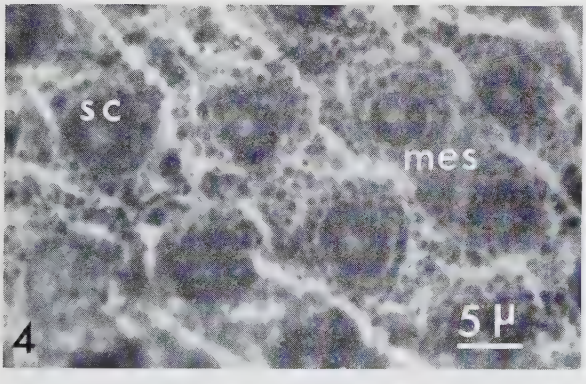
1



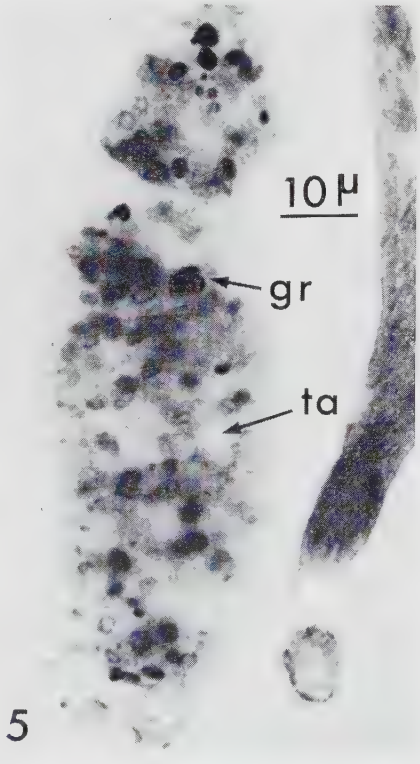
2



3



4



5

Planche III

PLANCHE IV

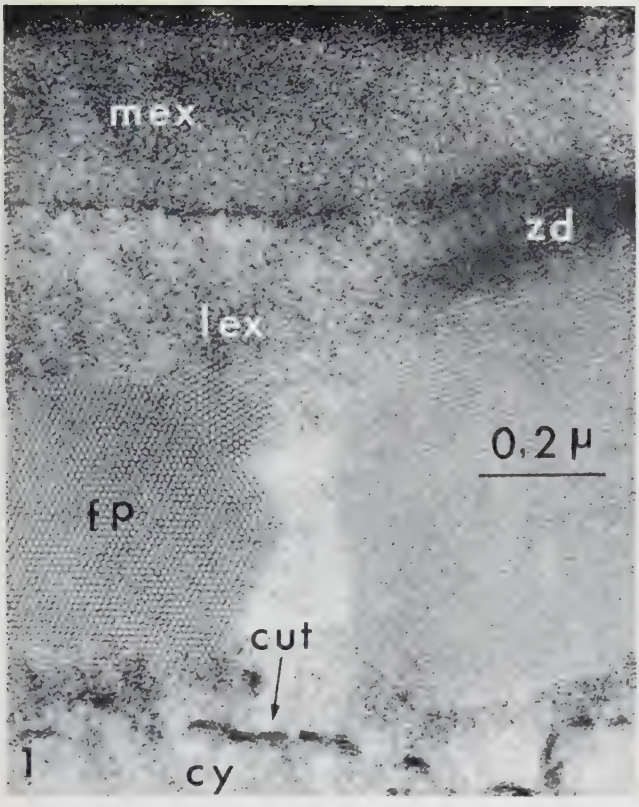
Ultrastructures du tégument larvaire de *Galleria*

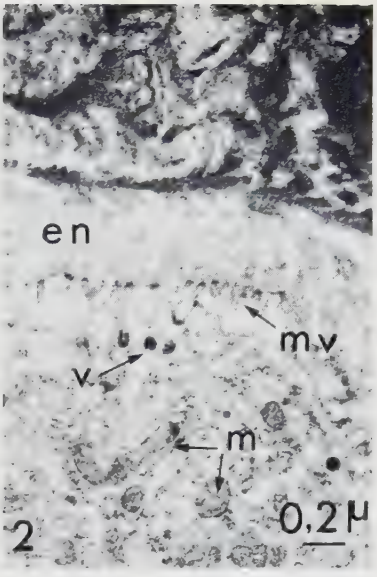
1 - L'espace exuvial d'une larve de l'avant-dernier stade : formation du liquide exuvial, de la cuticuline et de la membrane exuviale - X 34 000.

2 - L'épiderme d'une larve de l'avant-dernier stade juste avant la mue (dernier épiderme larvaire) : microvillosités et formation de l'endocuticule préexuviale (future mésocuticule) X 20 000.

3 - L'épiderme d'une larve du dernier stade juste après la mue

cut. cuticuline, **cy.** cytoplasme, **de.** desmosome, **ei.** espace intercellulaire, **en.** endocuticule, **er.** ergastoplasme, **fp.** formation paracristalline du liquide exuvial, **m.** mitochondrie, **mex.** future membrane exuviale, **mp.** membrane plasmique, **mt.** microtubules, **mv.** microvillosités, **v.** vésicule d'origine apparemment pinocytique, **vs.** vésicule de secrétion, **zd.** zone dense - X 27 000.





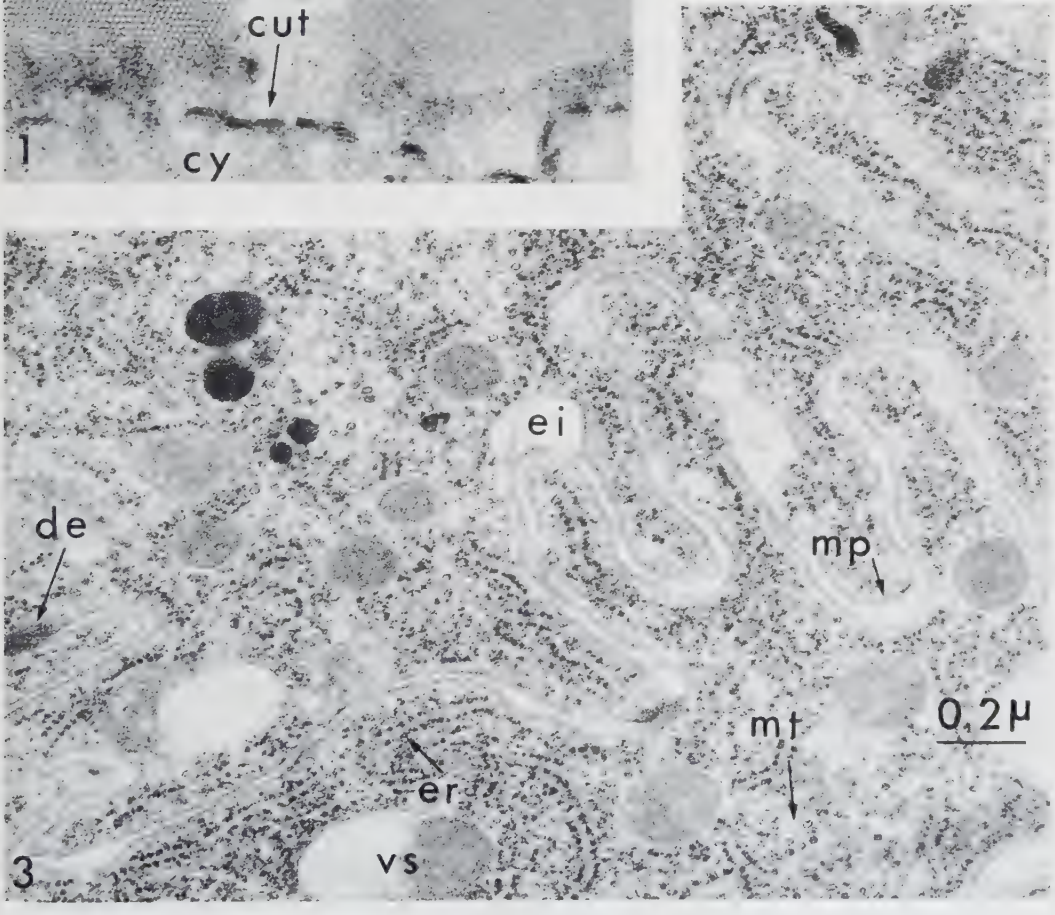


Planche IV

PLANCHE V

Ultrastructures du tégument larvaire de *Galleria*

1 - Tégument de l'avant-dernier stade en phase préexuviale - X 11 200

2 - Tégument à la fin de l'avant-dernier stade larvaire - X 6 875

3 - Tégument de l'avant-dernier stade 2 heures après la mue - X 26 000

4 - Tégument de l'avant-dernier stade 9 heures après la mue.
Présence de vésicules nombreuses au niveau du cytoplasme du sclérite - X 27 000.

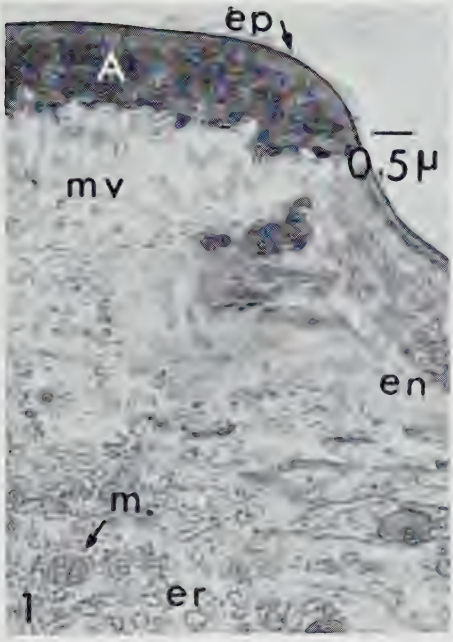
A, couche supérieure de la tête du sclérite

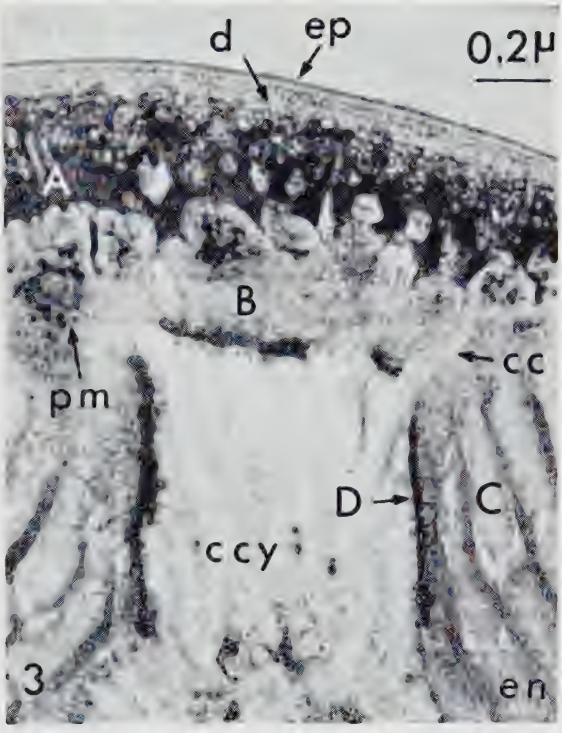
B, paroi médiane du pied du sclérite

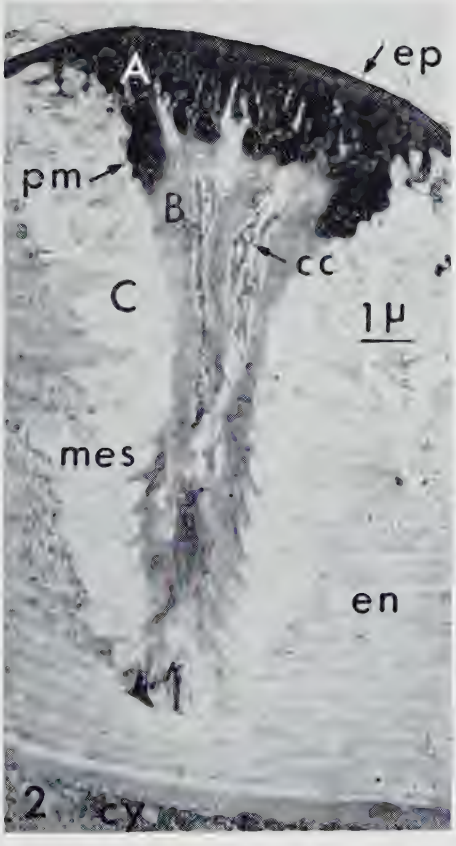
C, paroi mésocuticulaire externe du pied du sclérite

D, paroi interne (sous-cuticule) du pied du sclérite

cc. canalicule cuticulaire, **ccy.** cône cytoplasmique du sclérite, **cy.** cytoplasme, **d.** couche dense de l'épicuticule, **en.** endocuticule, **ep.** épicuticule, **er.** ergastoplasme, **m.** mitochondrie, **mes.** mésocuticule, **mv.** microvillosités épidermiques, **pm.** pigment mélanique, **vd.** vésicule dense.


ep
A
0,5µ
mv
en
m
er
1


d
ep
0,2µ
A
B
cc
pm
D
C
ccy
3
en


ep
A
pm
B
cc
C
1µ
mes
en
2
cy

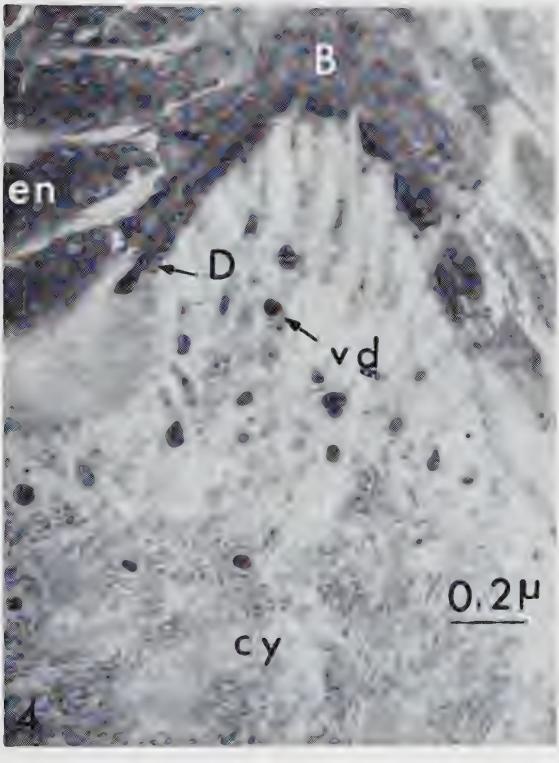

B
en
D
vd
0,2µ
cy
4

Planche V

PLANCHE VI

Ultrastructures du tégument larvaire de *Galleria*

1 - Passage de la structure fibreuse hélicoïdale de l'endocuticule à la structure fibreuse unidirectionnelle de la paroi médiane du sclérite cellulaire. (La coupe correspond à une larve ayant subit un jeûne absolu) - X 21 250

2 - Variation de la régularité de la structure fibreuse hélicoïdale de l'endocuticule larvaire - X 12 000

3 - Ultrastructure d'une jeune sensille, en cours de formation, observée dans l'espace exuvial larvaire - X 7 000

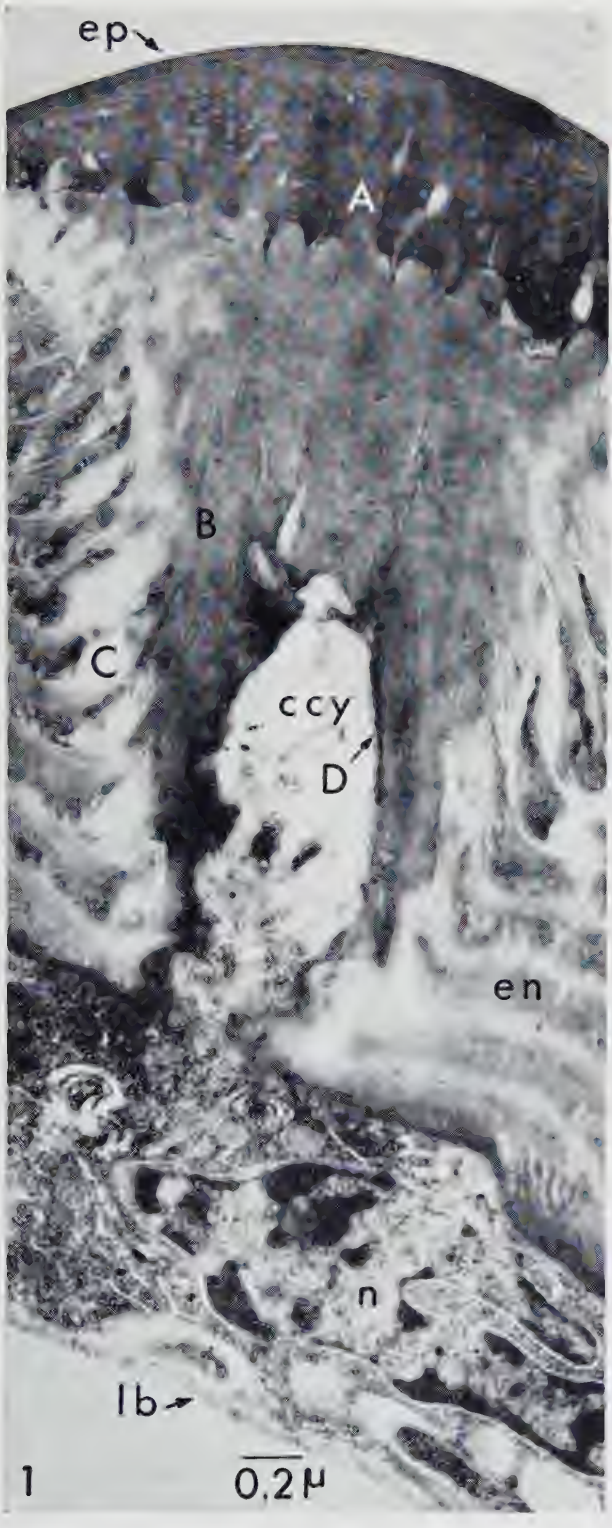
A, couche supérieure de la tête du sclérite

B, paroi médiane du pied du sclérite

C, paroi mésocuticulaire externe du pied du sclérite (peu épaisse à cause du jeûne)

D, paroi interne (sous-cuticule) du pied du sclérite

at. ancien tégument, **cf.** cuticule fibreuse (12 paquets), **cy.** cytoplasme, **ccy.** cône cytoplasmique, **en.** endocuticule, **ep.** épicuticule, **lb.** lame basale, **mex.** membrane exuviale, **n.** noyau, **nep.** nouvelle épicuticule, **ns.** nouvelle sensille, **pi.** points d'inversion de la structure endocuticulaire.



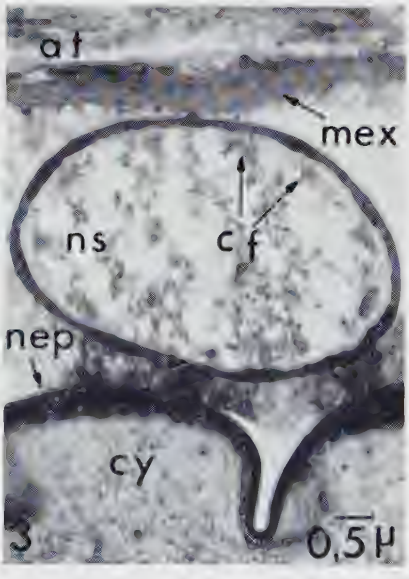


Planche VI

PLANCHE VII

Ultrastructures des téguments larvaires de *Galleria* m. **et d'***Antheraea* p.

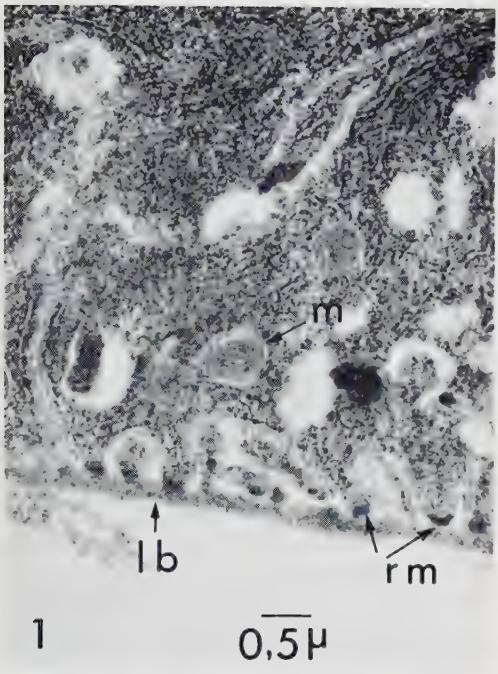
1 - Avant-dernier stade de *Galleria* 9 heures après l'avant-dernière mue larvaire. Nombreux replis basaux de la membrane plasmique sur la lame basale - X 23 800.

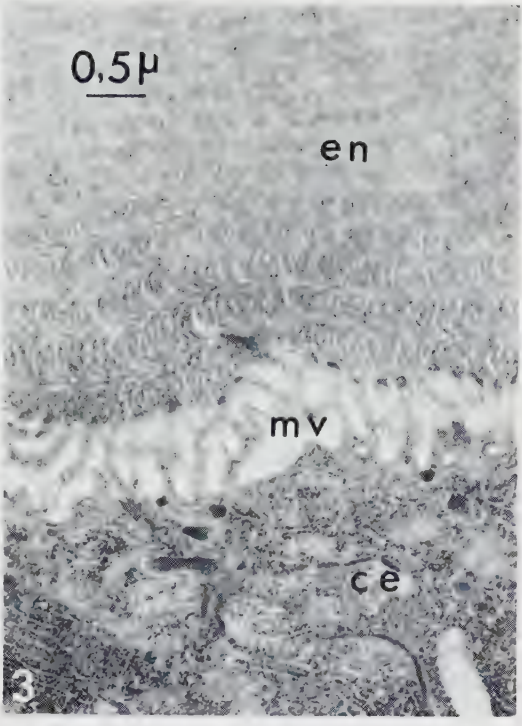
2 - Tégument du 5ème stade d'*Antheraea* p., 2 jours après la mue, vu en coupe perpendiculaire à la surface cuticulaire - X 42 500.

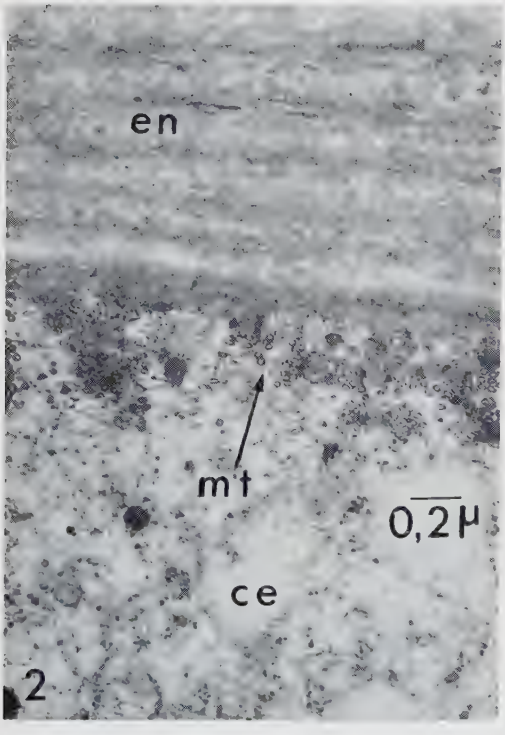
3 - Tégument prélevé à la fin du 4ème stade d'*Antheraea* p. - X 21 250, vu en coupe oblique par rapport à la surface cuticulaire (45^{o}).

4 - Tégument du 5ème stade d'*Antheraea* p., 2 jours après la mue, vu en coupe oblique par rapport à la surface cuticulaire (coupe sub-tangentielle) ; alignements de ribosomes dans la zone apicale de l'épiderme - X 42 500.

ar. alignements de ribosomes, **ce.** cellule épidermique, **en.** endocuticule, **lb.** lame basale, **m.** mitochondrie, **mt.** microtubules horizontaux, **mv.** microvillosités épidermiques, **rm.** replis de la membrane plasmique.







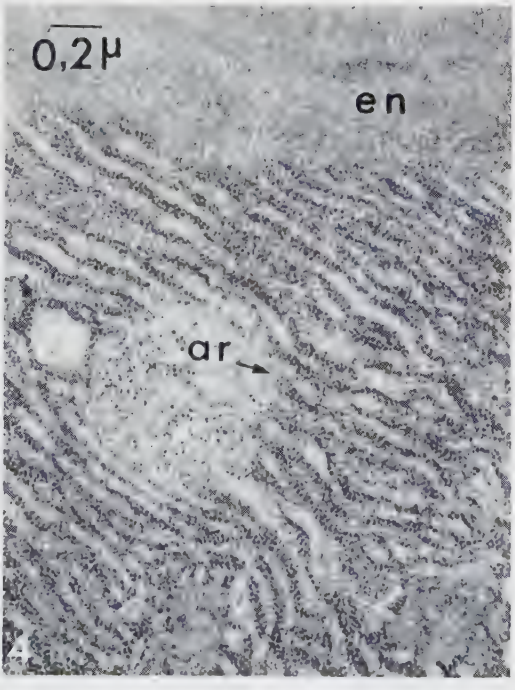


PLANCHE VII

PLANCHE VIII

Enveloppe cuticulaire de l'embryon et tégument du premier stade larvaire de *Galleria*

1, 2, 3, Histologie - 4, 5, Ultrastructures

1 - Premier stade coupé dans l'oeuf

2 - Fort grossissement montrant le chorion, l'enveloppe embryonnaire et la cuticule du premier stade.

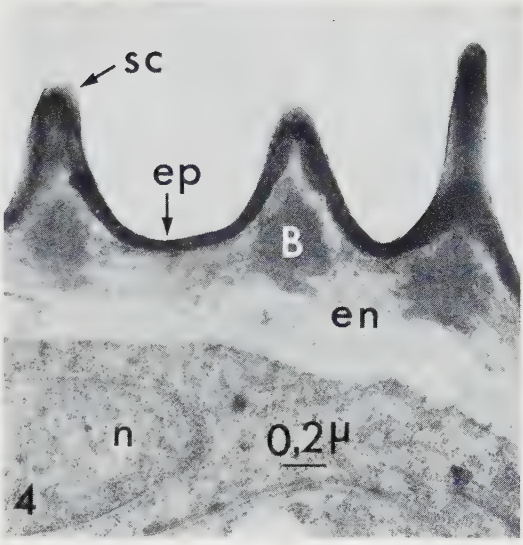
3 - Détails de la structure de l'enveloppe embryonnaire

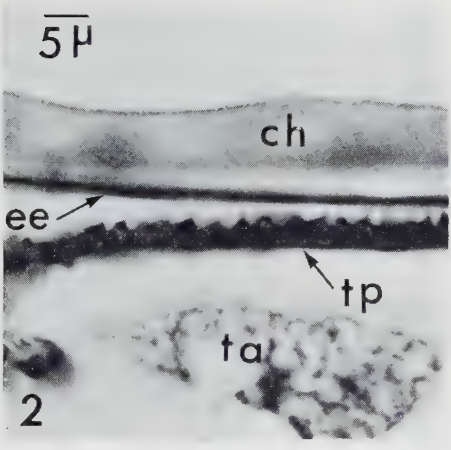
4 - Ultrastructure du tégument du premier stade - X 22 000

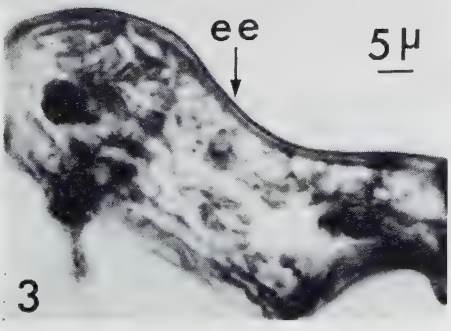
5 - Ultrastructure de l'endocuticule et des sclérites du premier stade larvaire - X 42 500.

B, structure unidirectionnelle des sclérites du premier stade larvaire

ch. chorion, **cy.** cytoplasme, **ee.** enveloppe embryonnaire, **en.** endocuticule, **ep.** épicuticule, **n.** noyau, **sc.** sclérite, **ta.** tissu adipeux, **tp.** tégument du premier stade.







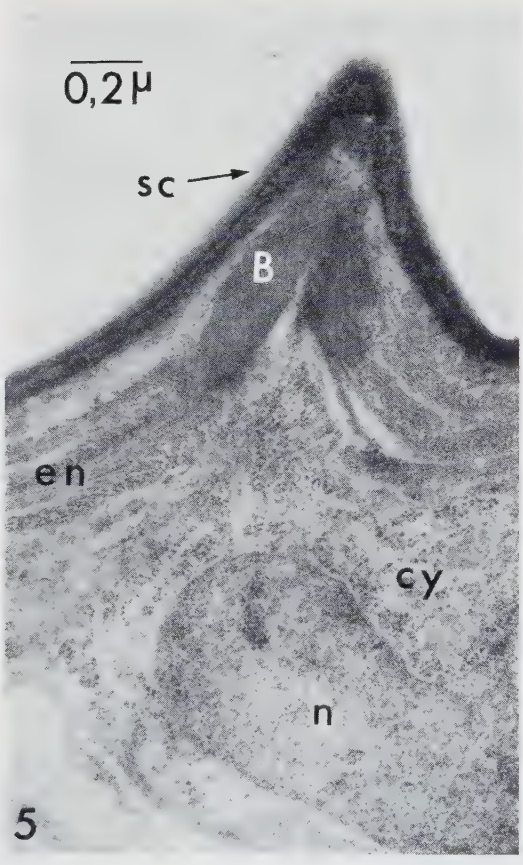


Planche VIII

PLANCHE IX

Structure histologique et ultrastructure du tégument nymphal de *Galleria*

1 - Cellulessegmentaires du tergite juste avant la secrétion épicuticulaire

2 - Cellules segmentaires du tergite lors des premiers dépôts sous-épicuticulaires

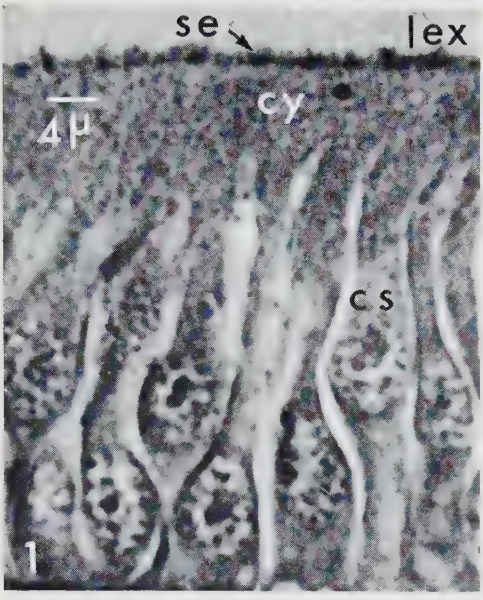
3 - Cellules intersegmentaires des pleurites au début de la période pré-exuviale

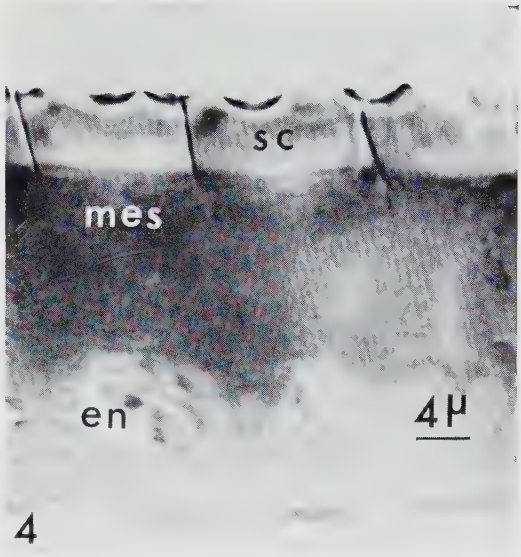
4 - Exocuticule, mésocuticule et endocuticule segmentaires après la mue

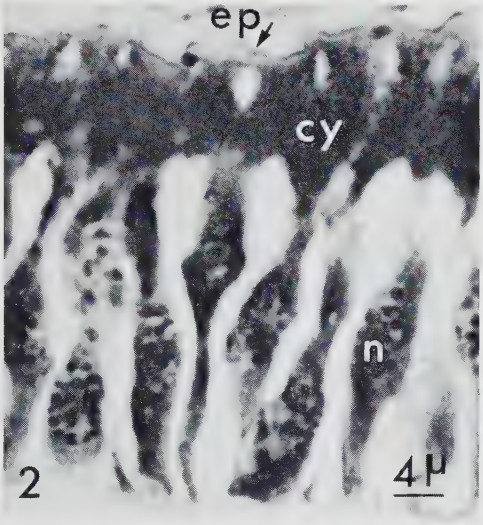
5 - Exocuticule et mésocuticule intersegmentaires après la mue

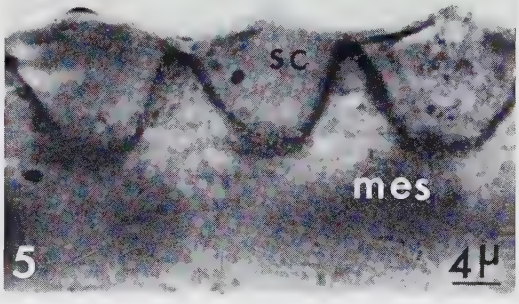
6 - Ultrastructure de la cuticule située à la jonction de deux segments d'une nymphe de 15 heures. A ce niveau, les couches exocuticulaires sont exceptionnellement très peu nombreuses, très épaisses et apparemment jamais tannées - X 45 000.

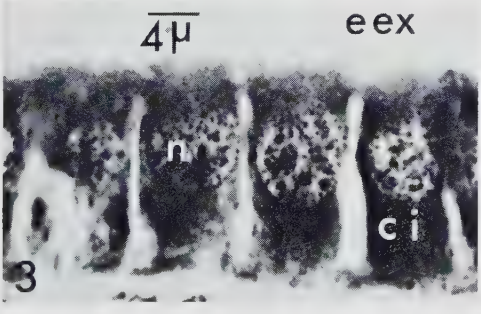
ci. cellules intersegmentaires, **cs.** cellules segmentaires, **cy.** cytoplasme, **eex.** espace exuvial, **en.** endocuticule, **ep.** épicuticule, **ex.** exocuticule, **lex.** liquide exuvial, **mes.** mésocuticule, **n.** noyau, **sc.** sclérite exocuticulaire, **se.** surface épidermique.


se
lex
4μ
cy
cs
1


sc
mes
en
4μ
4


ep
cy
n
2
4μ


sc
mes
5
4μ


4μ
eex
n
ci
3

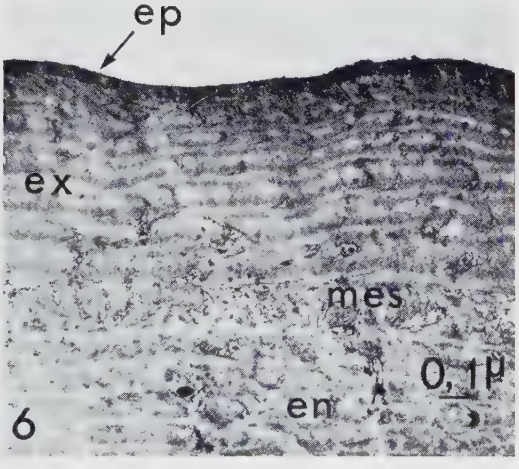

ep
ex
mes
0,1μ
en
6

Planche IX

PLANCHE X

Disposition et forme des canalicules cuticulaires aux divers niveaux de la cuticule nymphale de *Galleria*. Les plans de coupe sont orientés différemment par rapport à la surface cuticulaire.

1 - Canalicules de l'endocuticule vus en coupe oblique - X 42 500

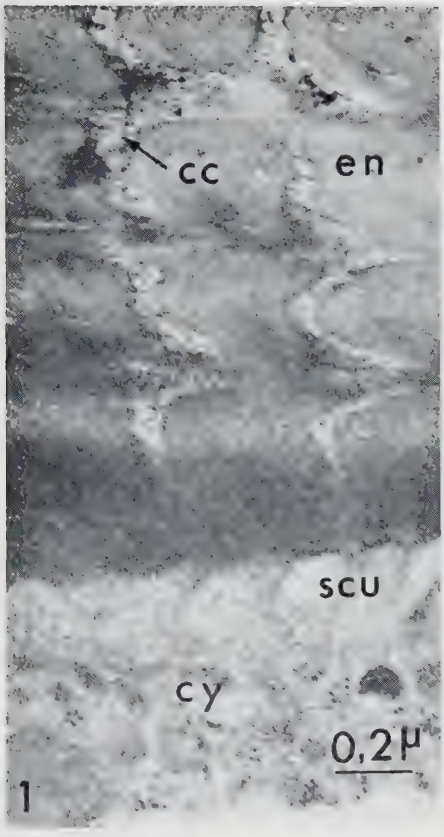
2 - Canalicules de l'endocuticule vus en coupe transversale - X 42 500

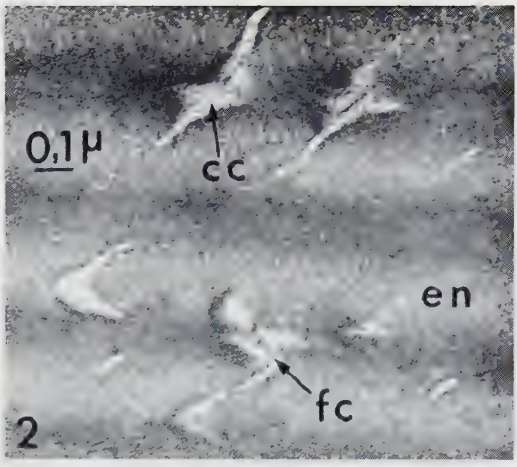
3 - Canalicules de l'exocuticule vus en coupe sub-tangentielle (nymphe fixée au moment de la mue) - X 31 250.

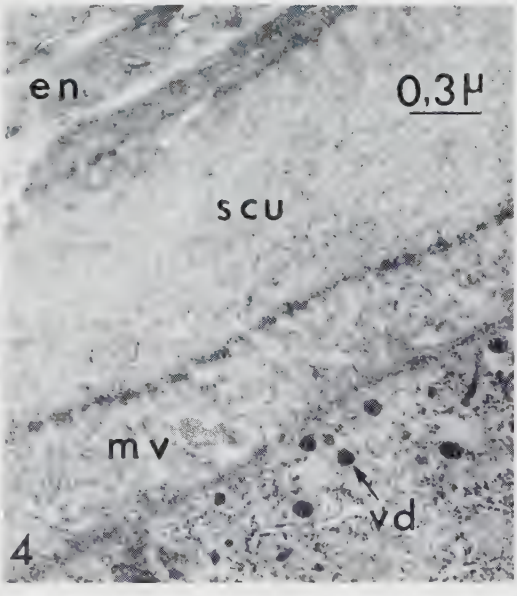
4 - Endocuticule, sous-cuticule et microvillosités des cellules épidermiques nymphales - X 31 250.

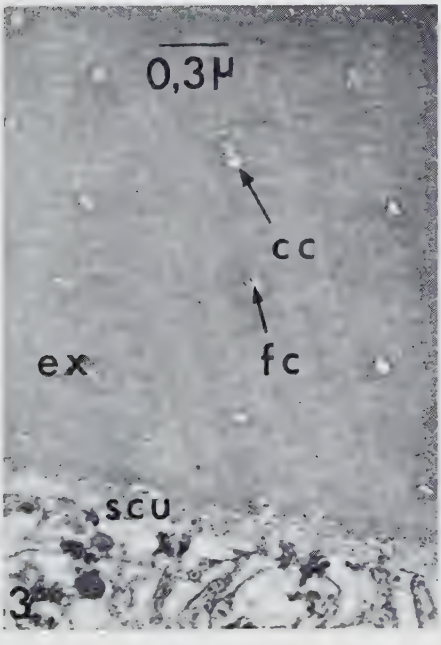
5 - Rapprochement des épicuticules à la jonction de deux segments. Présence de filaments canaliculaires dans l'épicuticule (nymphe de 15 heures) - X 31 250.

cc. canalicules cuticulaires, **cy.** cytoplasme, **en.** endocuticule, **ex.** exocuticule, **fc.** filaments canaliculaires, **mv.** microvillosités, **rep.** rapprochement de deux surfaces épicuticulaires, **scu.** sous-cuticule nymphale, **vd.** vésicules denses de l'apex cellulaire.


cc
en
scu
cy
0,2µ
1


0,1µ
cc
en
fc
2


en
0,3µ
scu
mv
vd
4


0,3µ
cc
fc
ex
scu
3

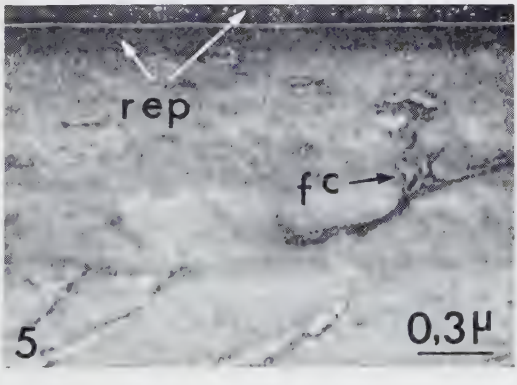

rep
fc
0,3µ
5

Planche X

PLANCHE XI

Tégument nymphal de *Galleria* : structure histologique et ultrastructure

1, 2, coupe semi-fines (1 µ) colorées par le bleu de Toluidine et observées au microscope photonique - 2, 3 et 4, ultrastructures.

1 - Cuticule d'une nymphe de 15 heures ; les canalicules de l'exocuticule sont vivement colorés tandis que ceux de la jeune endocuticule sont invisibles.

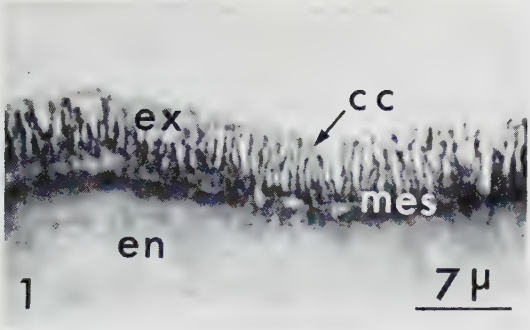
2 - Cuticule d'une nymphe de 72 heures ; les canalicules de l'exocuticule sont devenus incolorables après le tannage, par contre, ceux de l'endocuticule, qui s'est épaissie, sont maintenant bien visibles.

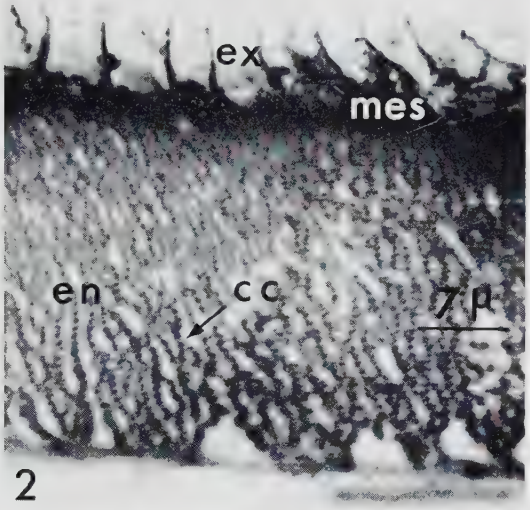
3 - Tégument d'une nymphe de 72 heures ; au-dessus des microvillosités, la sous-cuticule est déjà devenue fibreuse - X 21 250.

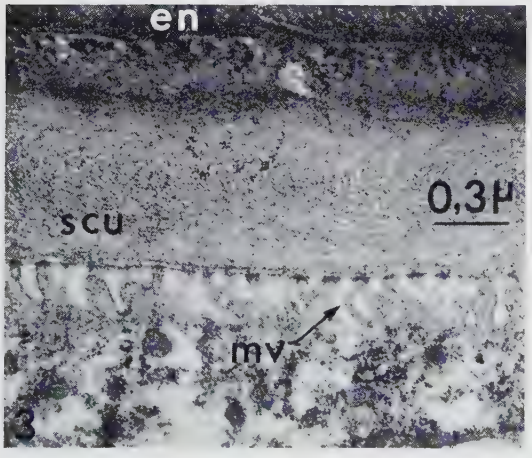
4 - Canalicules d'une exocuticule segmentaire non tannée (prélevée sur une nymphe venant de muer) - X 31 250.

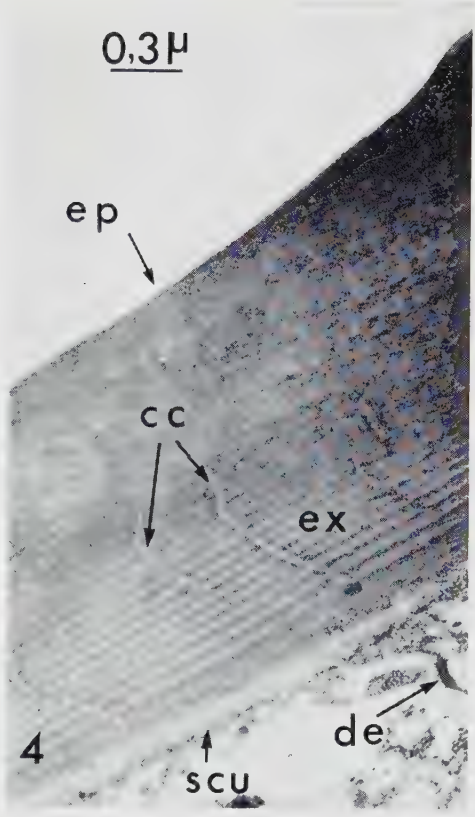
5 - Canalicules d'une exocuticule intersegmentaire tannée (prélevée sur une nymphe de 72 heures) - X 16 250.

cc. canalicules cuticulaires, **de.** desmosome, **en.** endocuticule, **ep.** épicuticule, **ex.** exocuticule, **mes.** mésocuticule, **mv.** microvillosités épidermiques, **scu.** sous-cuticule.


ex
cc
mes
en
7µ
1


ex
mes
en
cc
7µ
2


en
0,3µ
scu
mv
3


0,3µ
ep
cc
ex
de
4
scu

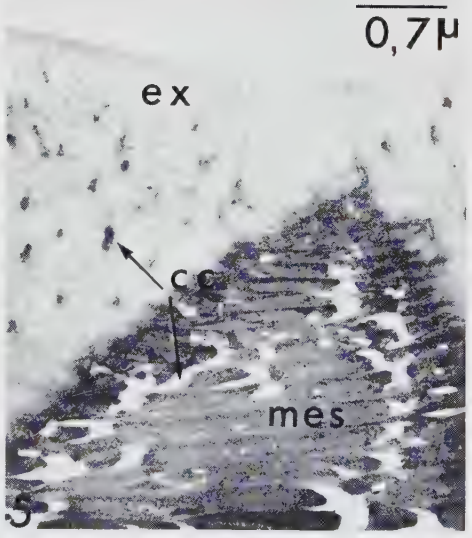

0,7µ
ex
cc
mes
5

Planche XI

PLANCHE XII

Structure histologique du tégument imaginal de *Galleria* en période pré-exuviale. Les plans de coupe sont orientés par rapport à la surface tégumentaire et à l'axe de l'insecte.

1 - Cellule formatrices des écailles et cellules formatrices des cupules vues en coupe sagittale.

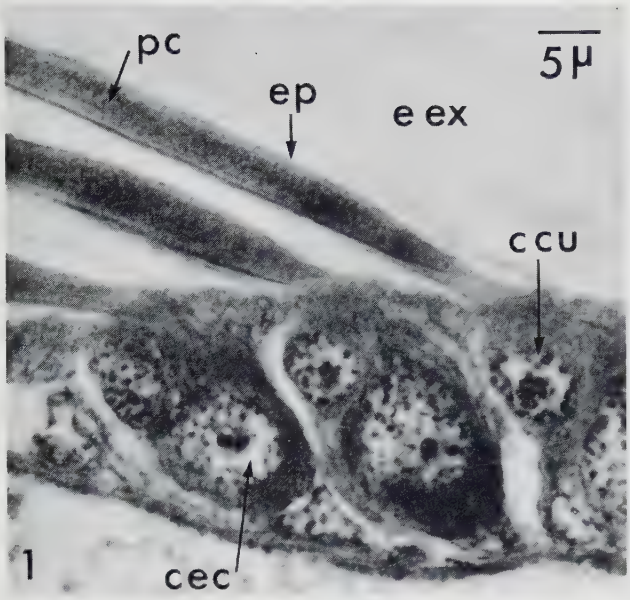
2 - Même épiderme vu en coupe transversale frontale pendant la mise en place des écailles.

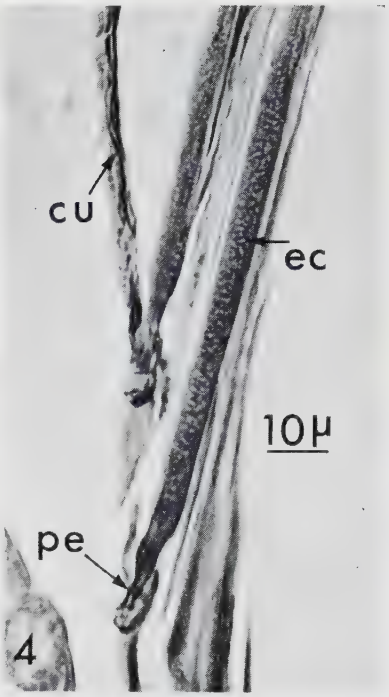
3 - Coupe transversale frontale d'un tégument pré-exuvial plus âgé (correspondant à une nymphe de 75 heures). Les écailles sont presque achevées tandis que le tégument ne possède encore que l'épicuticule.

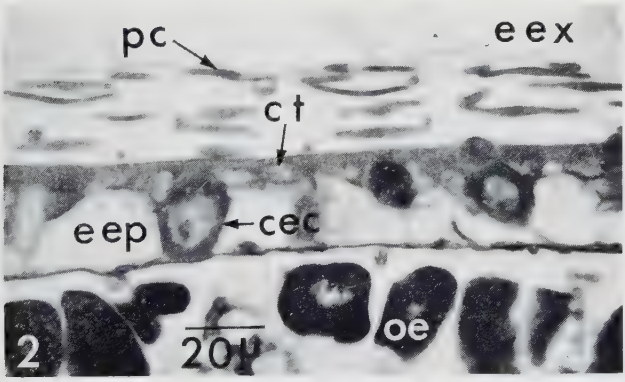
4 - Coupe sagittale montrant que la cuticularisation des pédoncules et des cupules est achevée avant le reste de l'écaille.

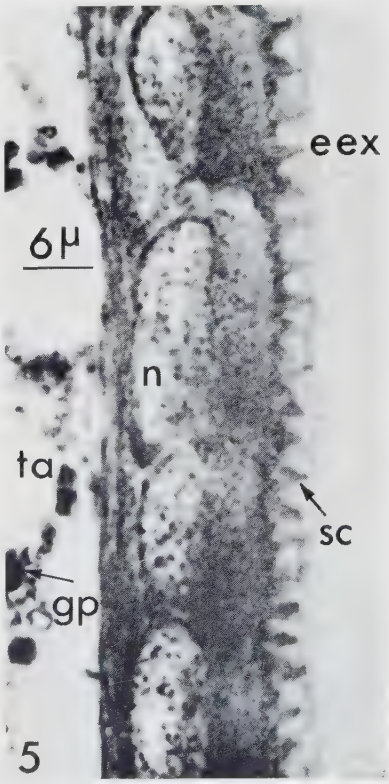
5 - Digitations cytoplasmiques pré-exuviales correspondant aux futurs sclérites de la membrane intersegmentaire.

ccu. cellule formatrice d'une cupule, **cec.** cellule formatrice d'une écaille, **ct.** cellule tégumentaire, **cu.** cuticule imaginale, **ec.** écaille, **eep.** espace intra épidermique, **eex.** espace exuvial, **ep.** épicuticule, **gp.** granule protéique, **lb.** lame basale, **n.** noyau, **oe.** oenocyte imaginal, **pc.** prolongement cytoplasmique de la cellule à écaille, **pe.** pédoncule de l'écaille, **sc.** sclérites de la membrane intersegmentaire des tergites, **ta.** tissu adipeux.


pc
ep
e ex
5µ
ccu
cec
1


cu
ec
10µ
pe
4


pc
e ex
c t
e ep
cec
2
20µ
oe


e ex
6µ
n
ta
sc
gp
5

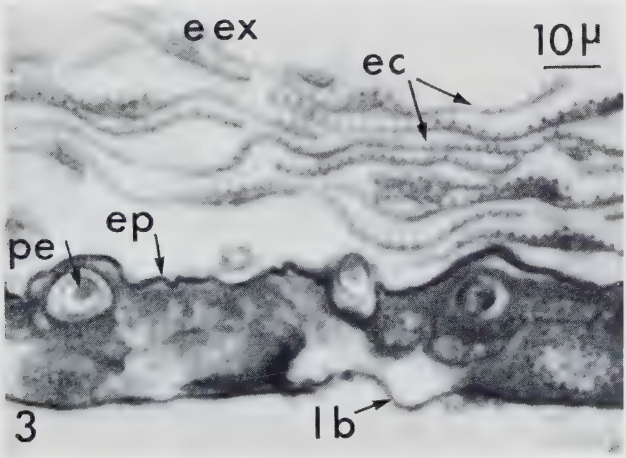

e ex
10µ
ec
pe
ep
3
l b

PLANCHE XII

PLANCHE XIII

Variations locales de la structure du tégument imaginal de *Galleria*

1 - Passage du tergite rigide (exocuticule épaisse) à la cuticule souple du pleurite (endocuticule épaisse et absence d'exocuticule).

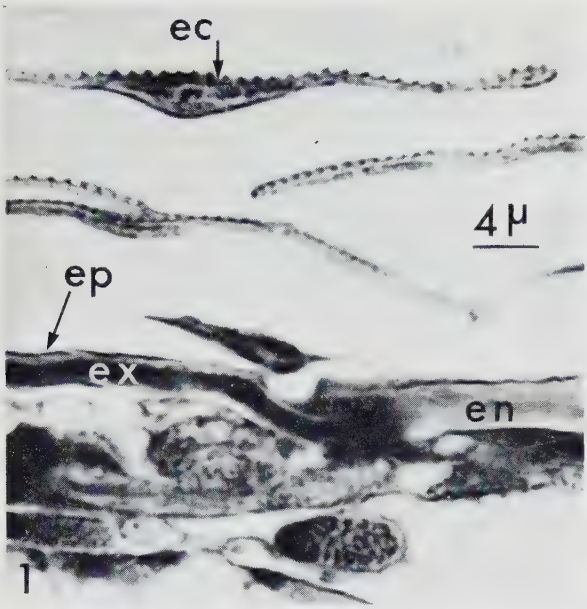
2 - Cuticule souple des pleurites fixée en extension

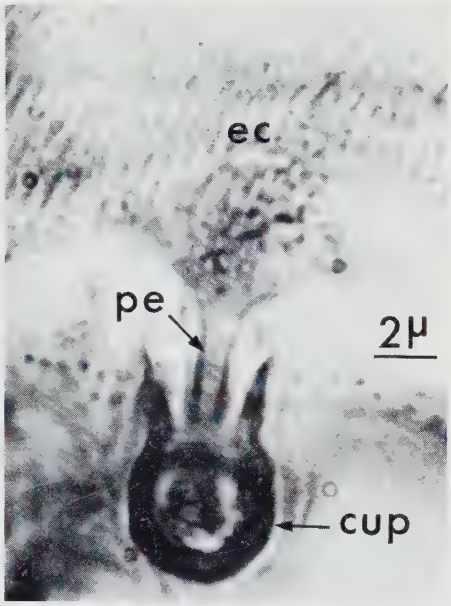
3 - Même cuticule contractée par les muscles striés sous-épidermiques

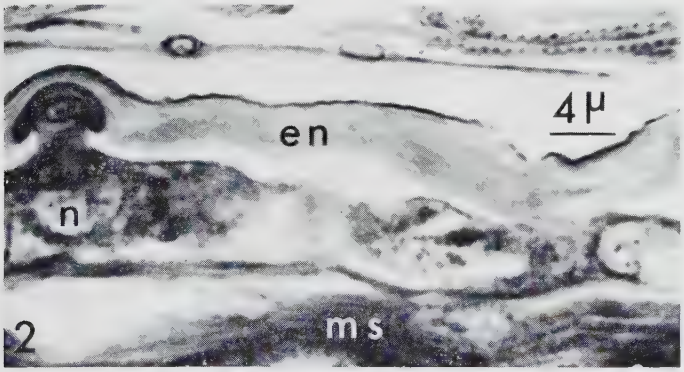
4 - Coupe oblique passant par l'insection d'une écaille, et montrant la position du pédoncule dans la cupule cuticulaire.

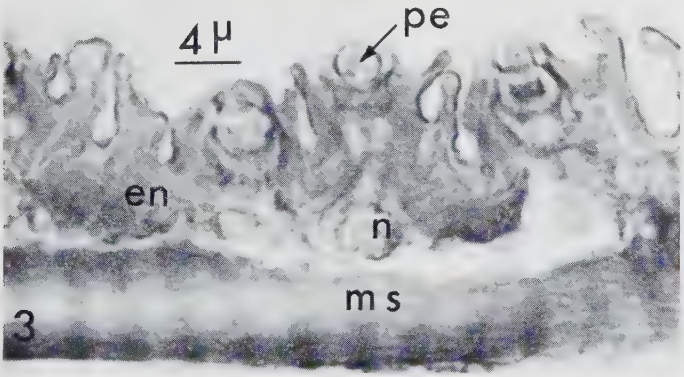
5 - Coupe montrant les structures des deux faces, supérieure et inférieure, du pli intersegmentaire d'un tergite.

cup. cupule où s'insère l'écaille, **ec.** écaille, **en.** endocuticule, **ep.** épicuticule, **ex.** exocuticule, **ms.** muscle strié sous-épidermique, **n.** noyau, **pe.** pédoncule de l'écaille, **pli.** face inférieure du pli intersegmentaire des tergites, **pls.** face supérieure du pli intersegmentaire des tergites, **sc.** sclérites de la membrane intersegmentaire.









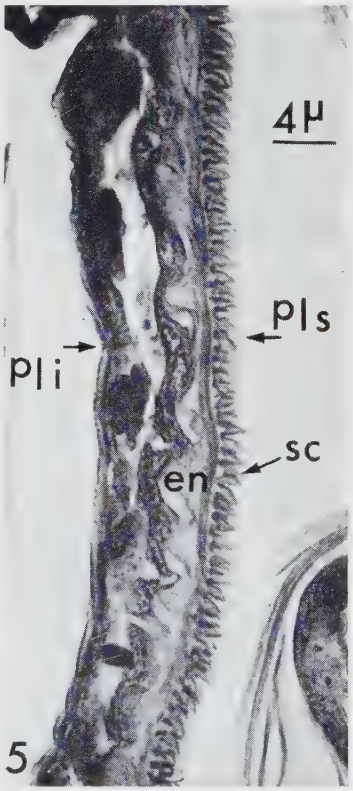


Planche XIII

PLANCHE XIV

Ultrastructures du tégument imaginal de *Galleria*

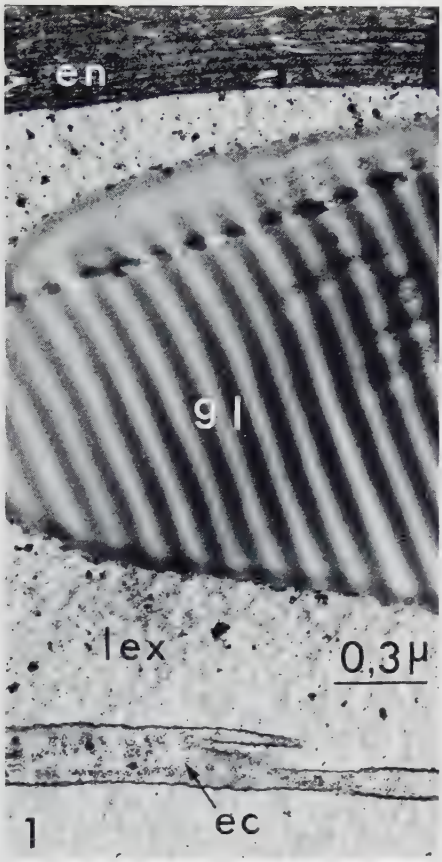
1 - Sphère lipidique, du liquide exuvial, placée entre l'endocuticule nymphale (dépourvue de membrane exuviale) et les prolongements cytoplasmiques qui formeront les écailles - X 42 500.

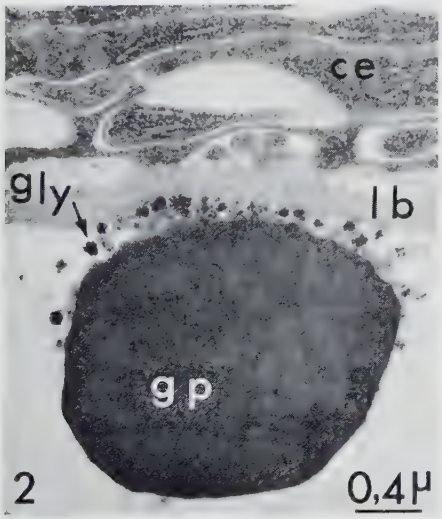
2 - La lame basale de l'épiderme imaginal, juste avant le cycle secrétoire, est en contact, d'une part, avec des granules protéiques à ultrastructure paracristalline et des granules glycogéniques, par sa face inférieure et, d'autre part, avec d'importants replis basaux des cellules épidermiques, par sa face supérieure - X 21 250.

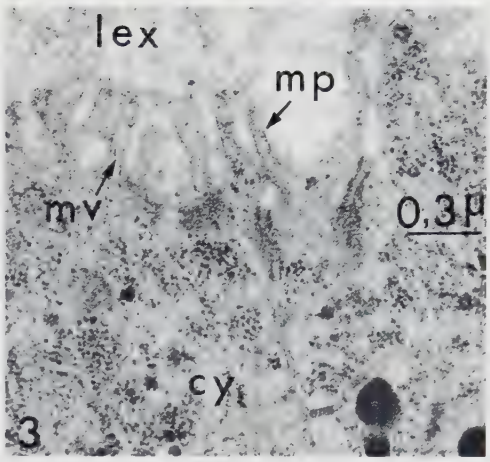
3 - Les cellules tégumentaires vraies, n'ont pas encore secrété leur cuticuline, au moment où celle-ci recouvre déjà les écailles nouvellement formées - X 31 250.

4 - Tégument et canalicules cuticulaires de l'imago

cc. canalicules cuticulaires, **ce.** cellule épidermique, **cy.** cytoplasme, **ec.** écaille, **en.** endocuticule, **ex.** exocuticule, **gl.** granule lipidique, **gly.** granule glycogénique, **gp.** granule protéique, **lb.** lame basale, **lex.** liquide exuvial, **mp.** membrane plasmique, **mv.** microvillosités épidermiques, **n.** noyau.







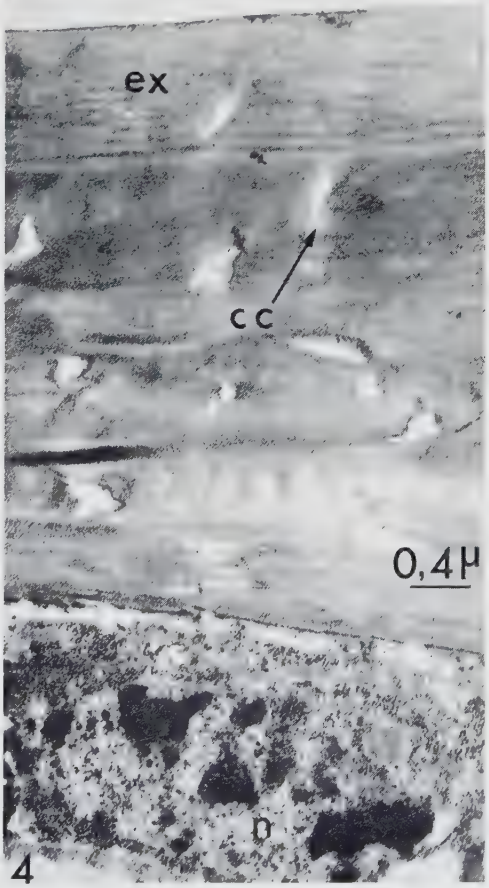


PLANCHE XIV

PLANCHE XV

Ultrastructures du tégument imaginal de *Galleria* : formation des écailles

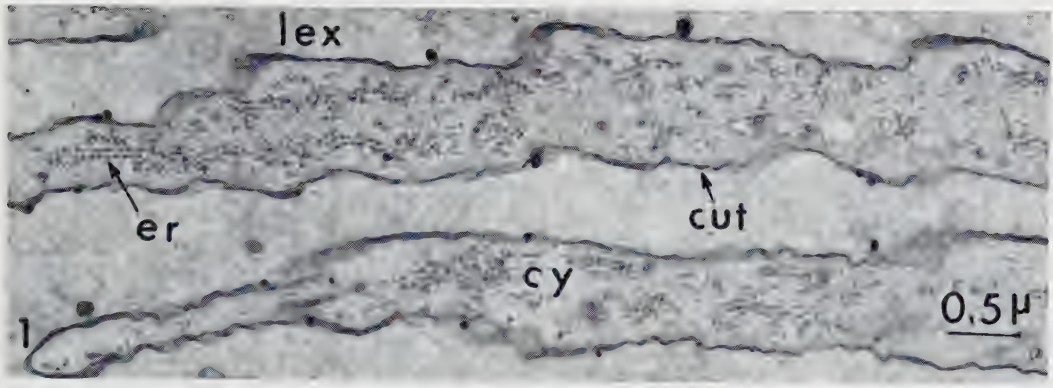
1 - Prolongements cytoplasmiques des futures écailles dans le liquide exuvial - X 21 250.

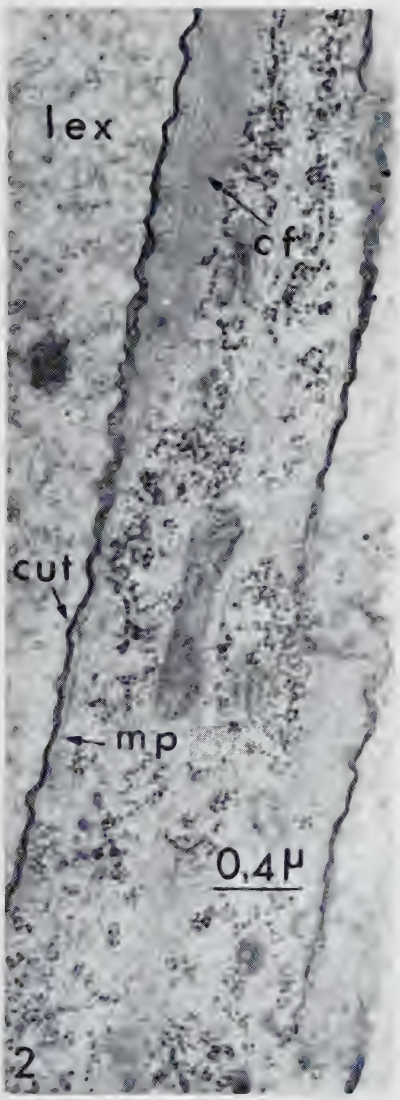
2 - Fort grossissement montrant la cuticuline, la membrane plasmique, les inclusions cytoplasmiques et les paquets de fibres longitudinales - X 31 250.

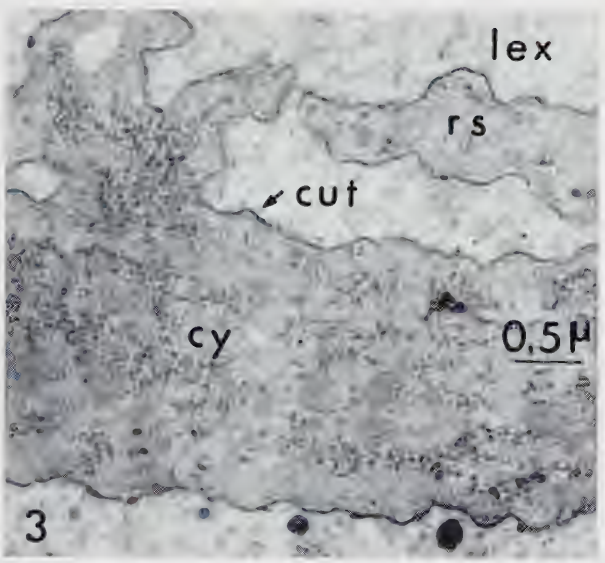
3 - Replis cytoplasmiques de la face dorsale des futures écailles qui formeront la structure définitive - X 17 500.

4 - Fort grossissement montrant la structure trilamellée de la cuticuline des futures écailles - X 96 000.

cf. cuticule fibreuse, **cut.** cuticuline, **cy.** cytoplasme, **er.** lamelle ergastoplasmique, **lex.** liquide exuvial, **mp.** membrane plasmique, **mt.** microtubules, **rs.** replis de la face supérieure de l'écaille.


lex
er
cut
cy
0,5 µ
1


lex
cf
cut
mp
0,4 µ
2


lex
rs
cut
cy
0,5 µ
3

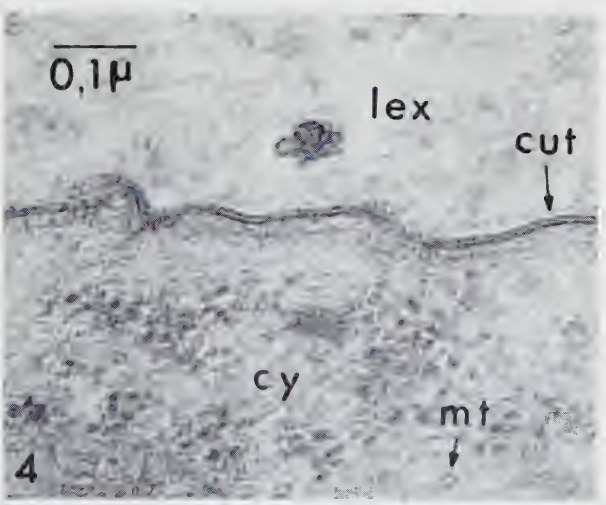

0,1 µ
lex
cut
cy
mt
4

Planche XV

PLANCHE XVI

Structure histologique et ultrastructure de la glande de Verson de *Galleria*

1 - Formation d'un nouveau réservoir et d'un nouveau canal pendant la période pré-exuviale. Les vacuoles de la cellule principale sont déjà très nombreuses.

2 - Ancien complexe canal-réservoir encore en place pendant la période pré-exuviale. Le décollement épidermique provoque la rupture du canal en deux parties.

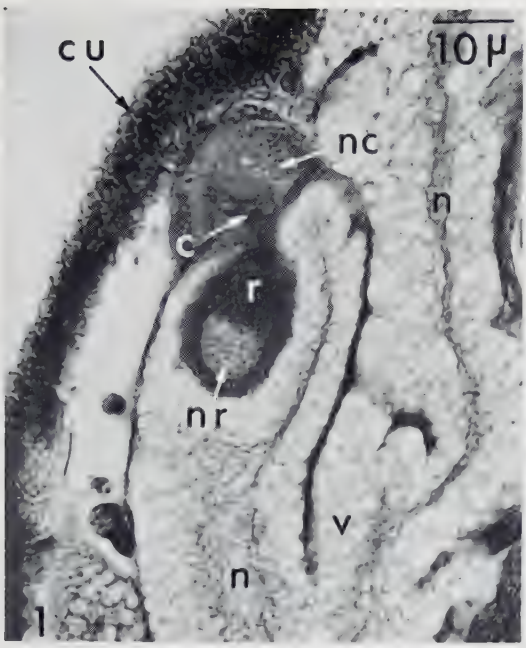
3 - Rejet de l'ancien réservoir et de la partie proximale de son canal dans l'espace exuvial.

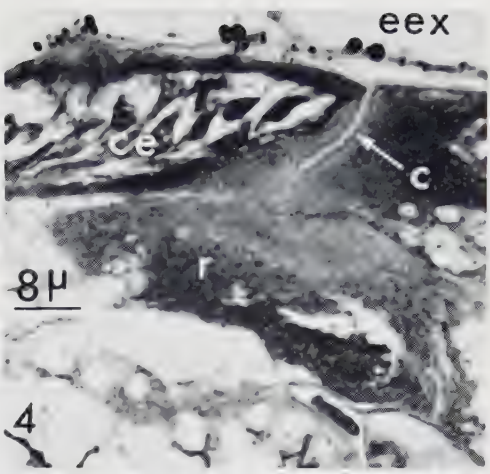
4 - Jeune réservoir et jeune canal d'un épiderme nymphal avant le rejet de la dernière cuticule larvaire.

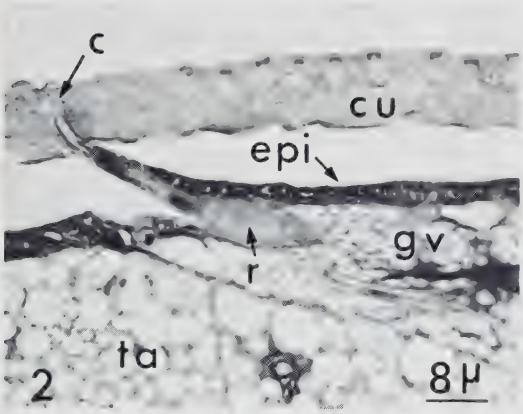
5 - Ultrastructure du cytoplasme intervacuolaire d'une glande de Verson d'un jeune dernier stade larvaire - X 48 000.

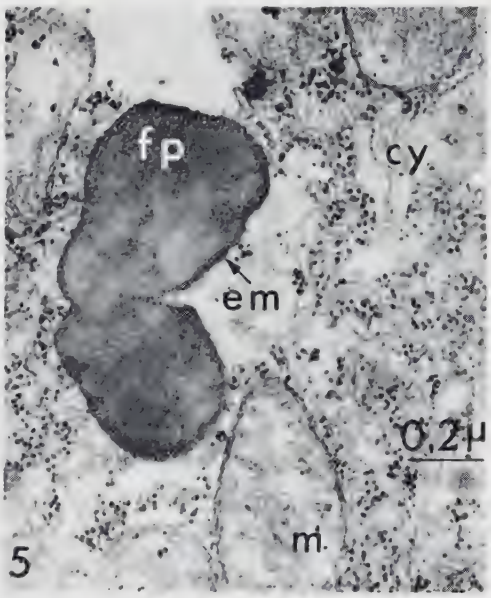
6 - Ultrastructure paracristalline des granules cytoplasmiques de la glande - X 96 000.

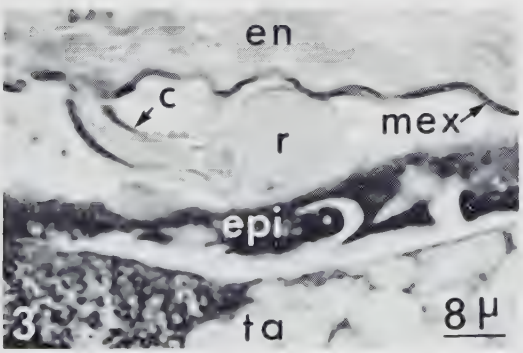
c. canal de la glande, **ce.** cellule épidermique, **cu.** cuticule, **cy.** cytoplasme, **eex.** espace exuvial, **em.** enveloppe membranaire, **en.** endocuticule, **epi.** épiderme, **fp.** formation paracristalline, **gv.** glande de Verson, **m.** mitochondrie, **mex.** membrane exuviale, **n.** noyau de la cellule principale, **nc.** noyau de la cellule formatrice du canal, **nr.** noyau de la cellule formatrice du réservoir, **r.** réservoir, **ta.** tissu adipeux, **v.** vacuoles de la cellule principale.


cu
10 µ
nc
n
c
r
nr
v
n
1


eex
ce
c
8 µ
r
4


c
cu
epi
gv
r
ta
8 µ
2


fp
cy
em
0,2 µ
m
5


en
c
r
mex
epi
ta
8 µ
3

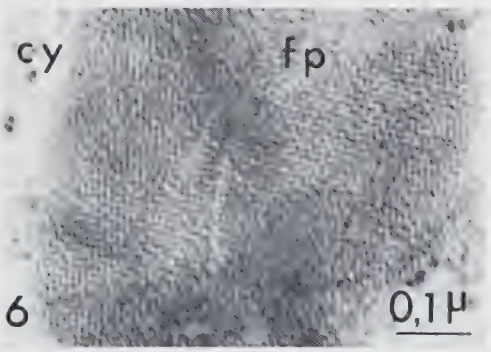

cy
fp
0,1 µ
6

Planche XVI

PLANCHE XVII

Enveloppes cuticulaires des embryons et téguments des premiers stades de *Blatta orientalis, Blatella germanica, Locusta migratoria* et d'*Antheraea pernyi*

1 - Enveloppe cuticulaire de l'embryon de *Blatta* o.

2 - Tégument du premier stade de *Blatta* o.

3 - Enveloppe cuticulaire de l'embryon de *Locusta* m.

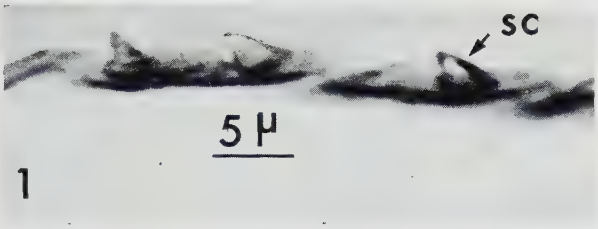
4 - Tégument du premier stade de *Locusta* m.

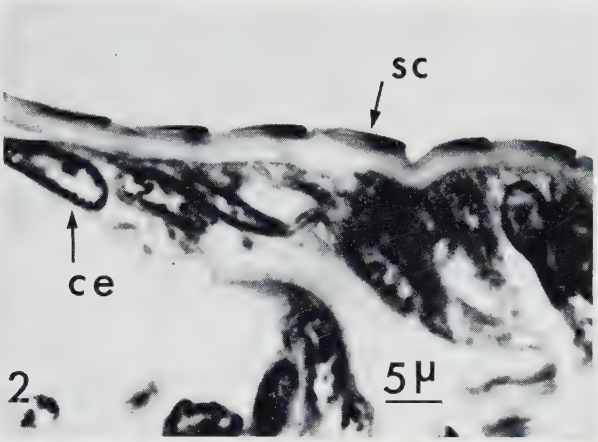
5 - Enveloppe cuticulaire de l'embryon de *Blatella* g.

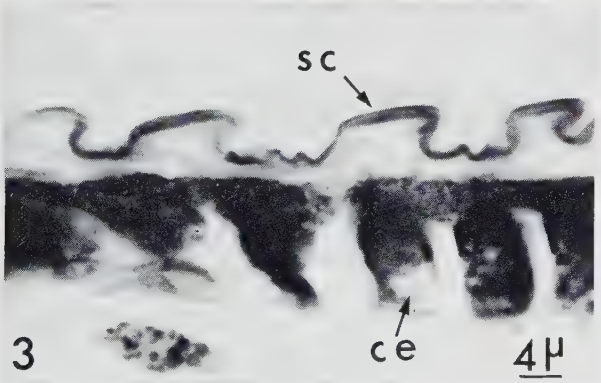
6 - Enveloppe cuticulaire de l'embryon d'*Antheraea* p. recouvrant le tégument du premier stade.

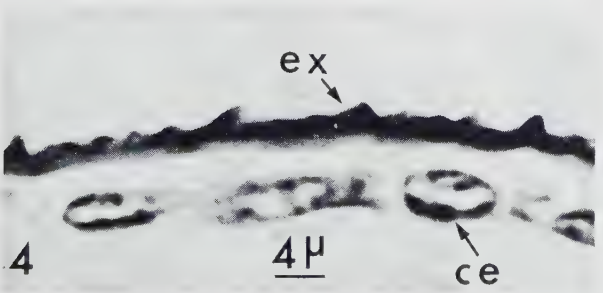
7 - Tégument du deuxième stade d'*Antheraea* p.

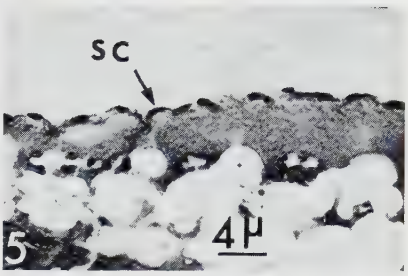
ce. cellule épidermique, **ee.** enveloppe cuticulaire de l'embryon, **en.** endocuticule, **ep.** épicuticule, **ex.** exocuticule, **sc.** sclérite, **tp.** tégument du premier stade.

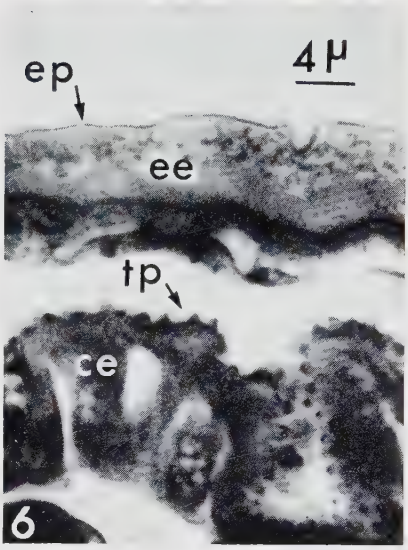












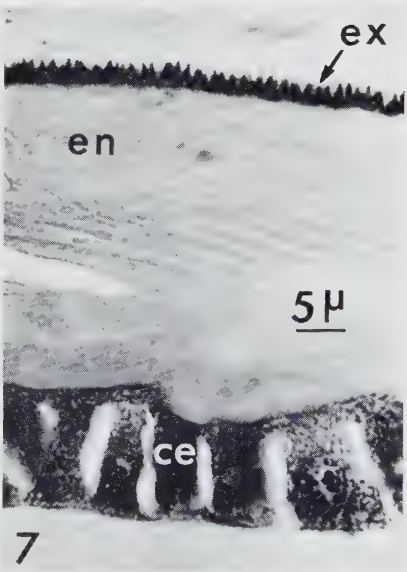


PLANCHE XVII

PLANCHE XVIII

Ultrastructures du tégument d'un avant-dernier stade de *Galleria* stabilisé à l'état larvaire par un jeûne protidique.

1 - La faible épaisseur de l'épiderme provoque un rapprochement inhabituel du noyau et de la zone de dépôt cuticulaire pendant la période pré-exuviale - X 46 750.

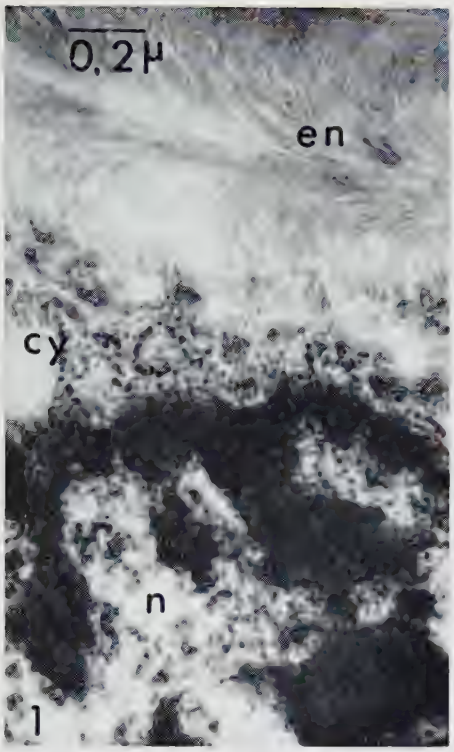
2 - L'aspect digité du noyau apparaît dès le début de la période post-exuviale des larves privées de protides - X 23 375.

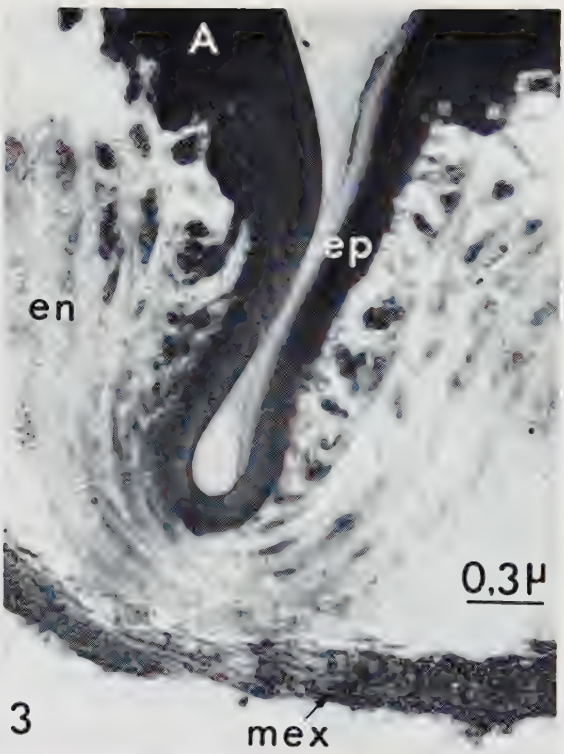
3 - La réduction de l'épaisseur de l'endocuticule (9 à 10 couches) et l'absence de déplissement épicuticulaire des larves stabilisées et sans croissance n'empêche pas la formation d'une membrane exuviale normale - X 31 250.

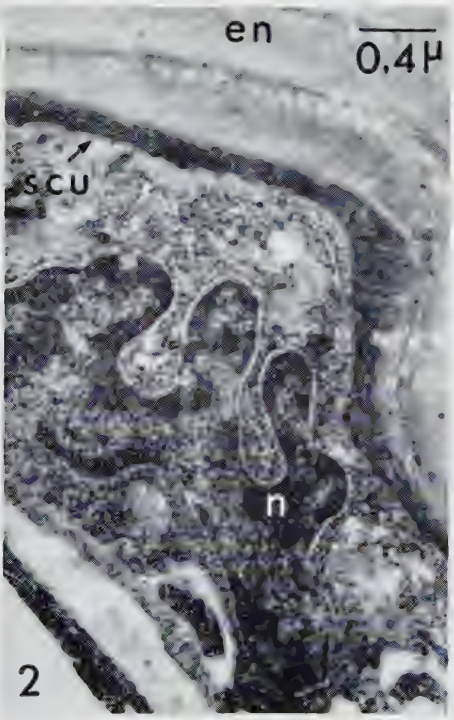
4 - Apparition de nombreuses figures d'aspect myelinique dans le cytoplasme du tissu adipeux sous-épidermique - X 21 250.

A, sommet du sclérite (qui résiste le dernier à l'action du liquide exuvial).

cy. cytoplasme, **en.** endocuticule, **ep.** épicuticule, **fm.** formations d'aspect myélinique, **gl.** globule lipidique, **mex.** membrane exuviale, **n.** noyau, **scu.** sous-cuticule.







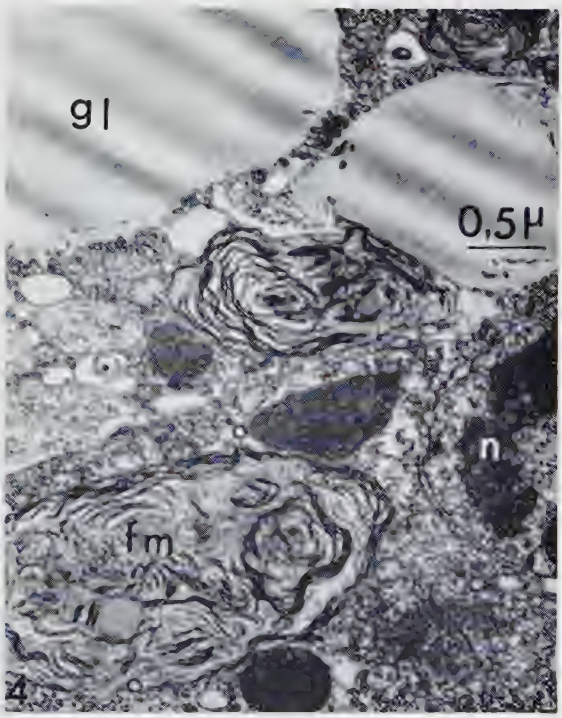


Planche XVIII

PLANCHE XIX

Résultats obtenus sur le tégument nymphal de *Galleria* par des autogreffes de l'avant-dernier stade larvaire dont le greffon a subit une rotation

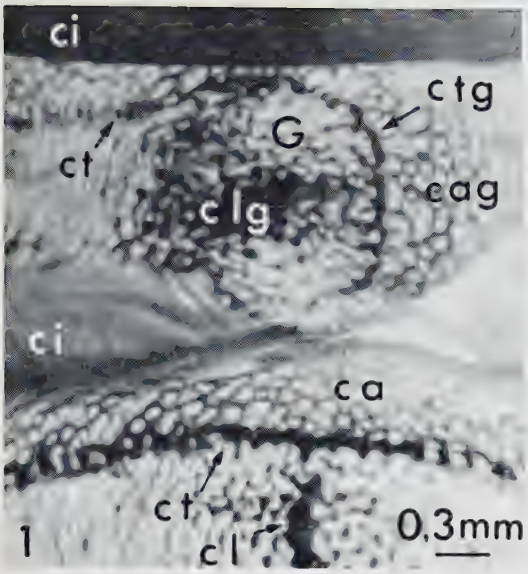
1 - Autogreffe avec rotation du greffon de 90° vers la droite

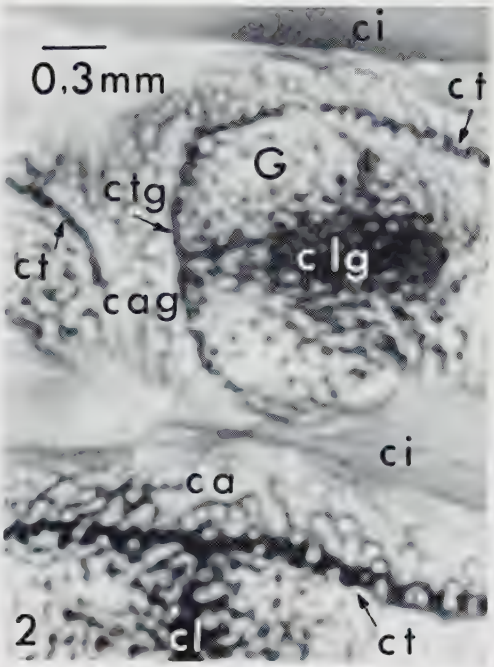
2 - Autogreffe avec rotation du greffon de 90° vers la gauche

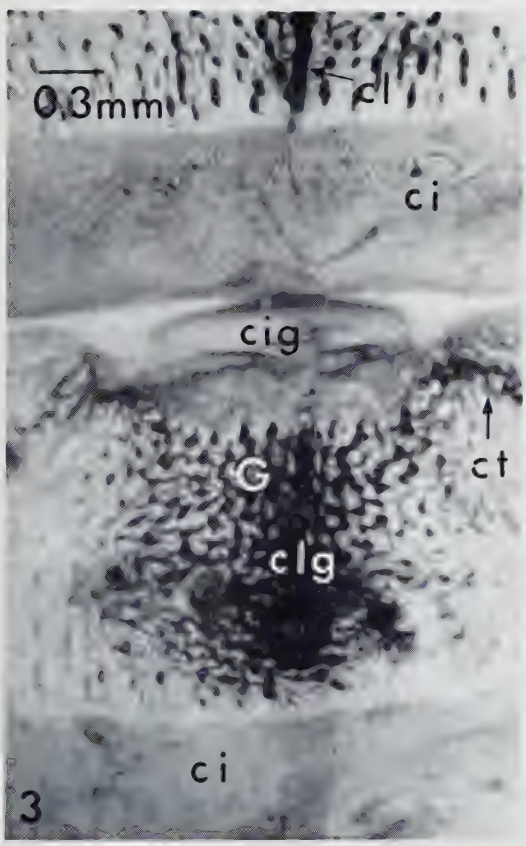
3 - Autogreffe, dépourvue de crête transversale antérieure, avec rotation de 180° du greffon.

4 - Autogreffe, possédant la crête transversale antérieure, avec rotation de 180° du greffon.

ca. cuticule segmentaire antérieure du porte-greffe, **cag.** cuticule segmentaire antérieure du greffon, **ci.** cuticule intersegmentaire du porte-greffe, **cig.** cuticule intersegmentaire du greffon, **cl.** crête longitudinale du porte-greffe, **clg.** crête longitudinale du greffon, **ct.** crête transversale du greffon, **G.** greffon.


ci
ctg
G
ct
cag
clg
ci
ca
ct
cl
0,3mm
1


ci
0,3mm
ct
G
ctg
clg
ct
cag
ci
ca
cl
ct
2


0,3mm
cl
ci
cig
ct
G
clg
ci
3

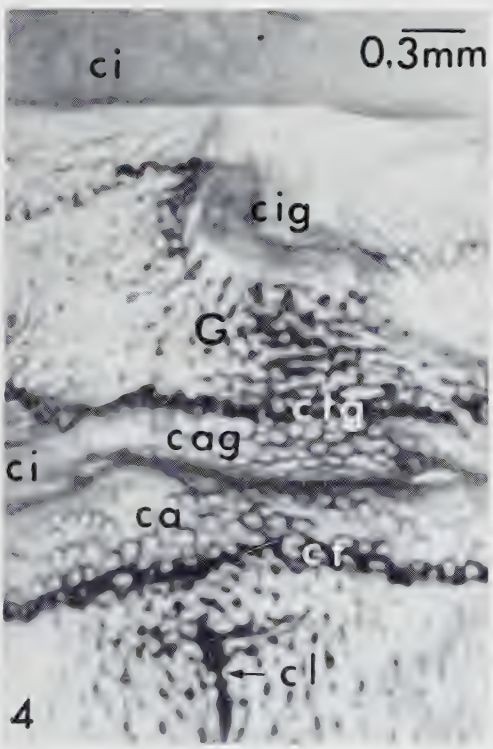

ci
0,3mm
cig
G
ctg
cag
ci
ca
cl
4

PLANCHE XIX

PLANCHE XX

Résultats obtenus sur le tégument nymphal de *Galleria* par des homogreffons, de l'avant-dernier stade larvaire, issus de segments thoraciques et implantés sur le 5ème segment abdominal

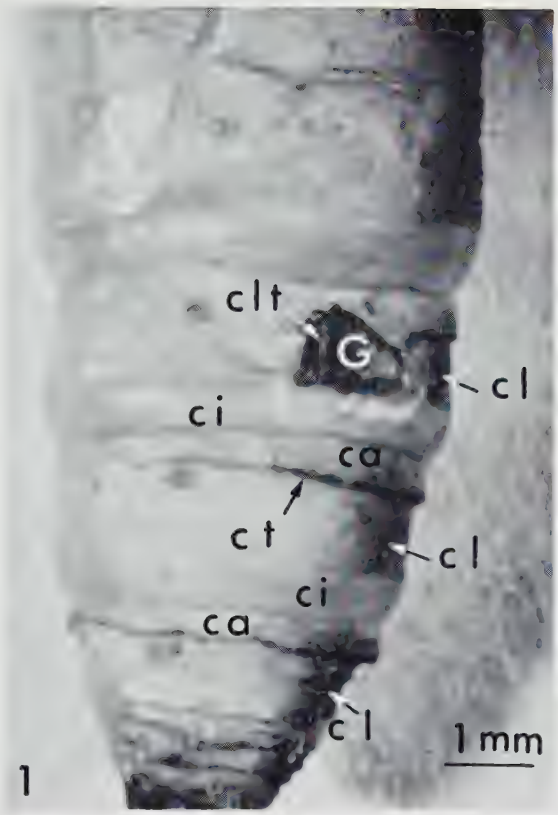
1 - Homogreffon d'origine prothoracique

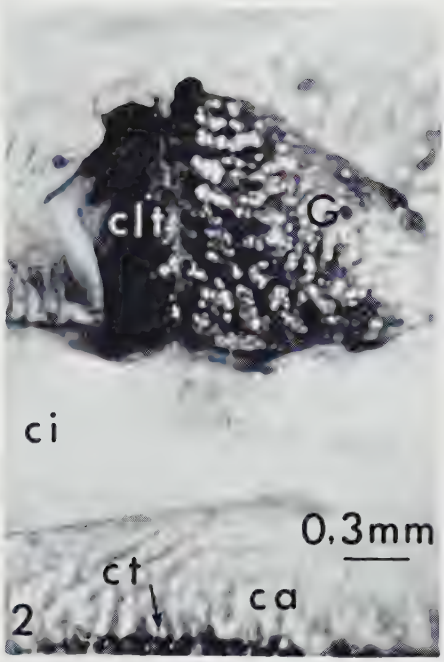
2 - Même greffon vu à un plus fort grossissement

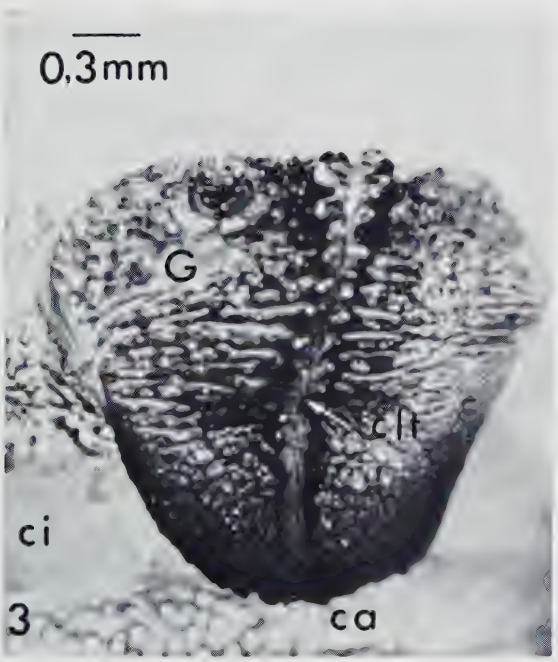
3 - Homogreffon d'origine mésothoracique

4 - Homogreffon prothoracique, vu de profil, montrant sa position surélevée par rapport à la surface du porte-greffe.

ca. cuticule segmentaire antérieure du porte-greffe; **ci.** cuticule intersegmentaire du porte-greffe, **cl.** crête longitudinale du porte-greffe, **clt.** crête longitudinale du greffon thoracique, **ct.** crête transversale du porte-greffe, **G.** greffon.


clt
G
cl
ci
ca
ct
cl
ci
ca
cl
1mm
1


clt
G
ci
0,3mm
ct
ca
2


0,3mm
G
clt
ci
ca
3

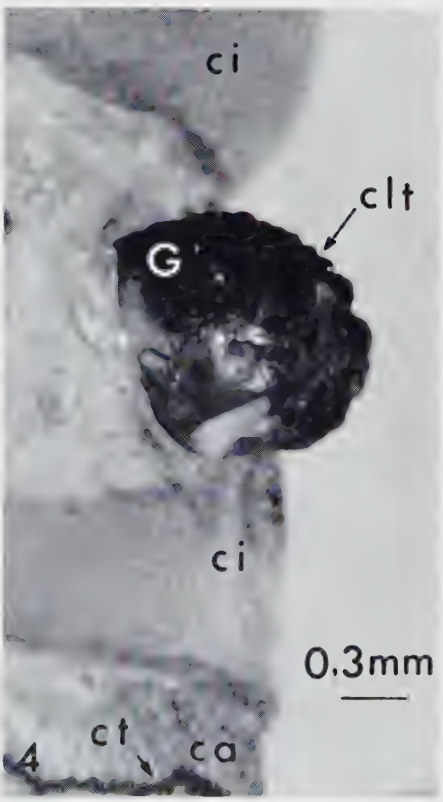

ci
clt
G
ci
0,3mm
ct
ca
4

Planche XX

PLANCHE XXI

Résultats obtenus sur le tégument nymphal de *Galleria* après transplantation d'homogreffons de l'avant-dernier stade larvaire, provenant de segments abdominaux postérieurs au segment d'implantation (5ème segment abdominal)

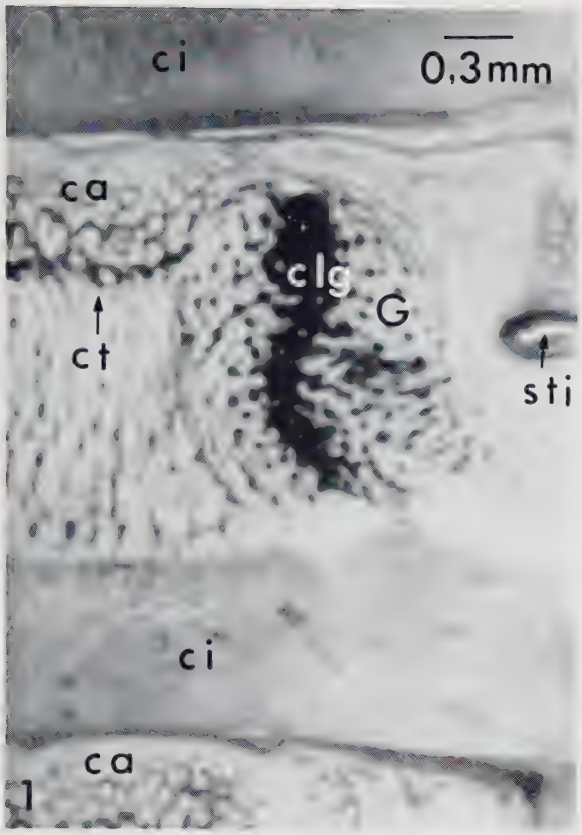
1 - Homogreffon issu du 7ème segment abdominal et possédant seulement la zone présomptive de la crête longitudinale médiane.

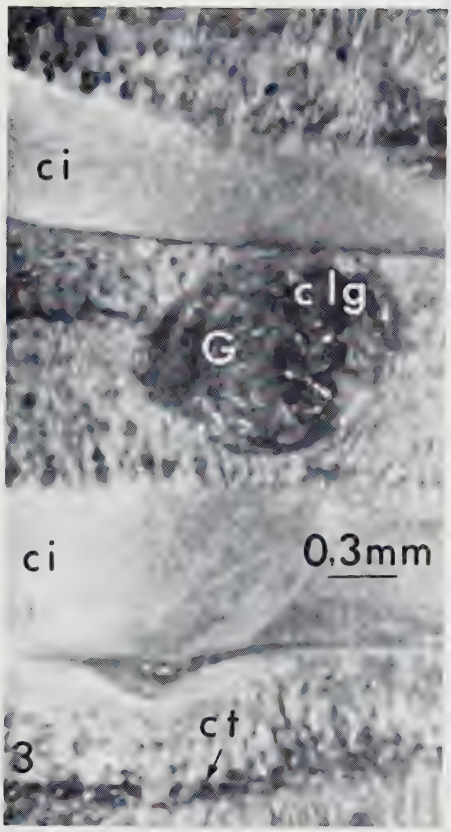
2 - Homogreffon issu du 7ème segment abdominal et possédant les zones présomptives des deux crêtes transversale et longitudinale.

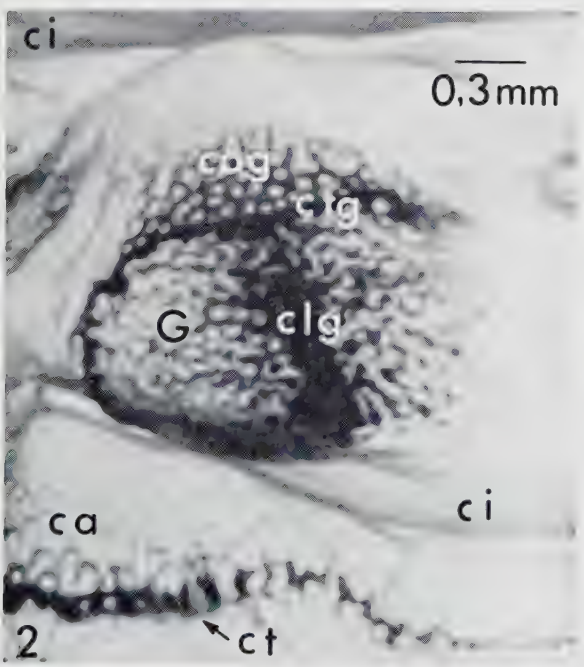
3 - Homogreffon issu du 8ème segment abdominal

4 - Homogreffon issu du 9ème segment abdominal

ca. cuticule segmentaire antérieure du porte-greffe, **cag.** cuticule segmentaire antérieure du greffon, **ci.** cuticule intersegmentaire du porte-greffe, **clg.** crête longitudinale du greffon, **ct.** crête transversale du porte-greffe, **ctg.** crête transversale du greffon, **G.** greffon, **sg.** sensilles du greffon, **sti.** stigmate.


ci
0,3mm
ca
clg
G
ct
sti
ci
ca
1


ci
clg
G
ci
0,3mm
ct
3


ci
0,3mm
clg
clg
G
clg
ca
ci
2
ct

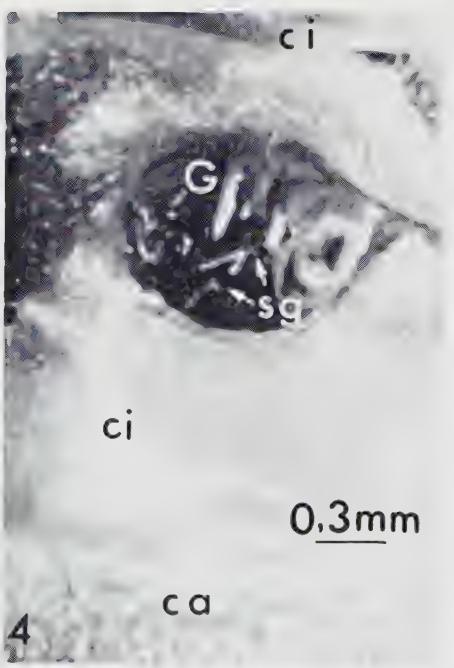

ci
G
sg
ci
0,3mm
ca
4

Planche XXI

V U :

Le Président de la Thèse

P. RAZET

V U :

Le Directeur de Thèse

P. ALLEGRET

VU et APPROUVE

RENNES, le 2 Février 1971

Le Directeur de l'U. E. R.
"Sciences Biologiques"

P. RAZET

VU et PERMIS D'IMPRIMER N° 65 A

RENNES, le 4 Mars 1971

Le Président de l'Université de RENNES,

C. CHAMPAUD